



Les communautés coprophiles : un modèle pour la compréhension du lien entre structure et fonctionnement face aux perturbations

Thomas Tixier

► To cite this version:

Thomas Tixier. Les communautés coprophiles : un modèle pour la compréhension du lien entre structure et fonctionnement face aux perturbations. Sciences agricoles. Université Paul Valéry - Montpellier III, 2014. Français. NNT : 2014MON30090 . tel-01230993

HAL Id: tel-01230993

<https://theses.hal.science/tel-01230993>

Submitted on 19 Nov 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'Université Paul-Valéry Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale Territoires,
Temps, Sociétés et Développement – ED 60
Et de l'unité de recherche UMR 5175 CEFE

Spécialité : Ecologie et Biologie des Populations

Présentée par Thomas TIXIER

Sous la direction de Jean-Pierre LUMARET

**Les communautés coprophiles :
Un modèle pour la compréhension du lien
entre structure et fonctionnement face aux
perturbations**

Soutenue le 08 décembre 2014 devant le jury composé de

Mme Claude CASELLAS, Professeur, Faculté de pharmacie de l'université Montpellier I	Rapporteur
M. Eduardo GALANTE, Professeur, Université d'Alicante	Rapporteur
M. Serge KREITER, Professeur, SupAgro Montpellier	Examineur
M. Jean-Pierre LUMARET, Professeur, Université Paul-Valéry Montpellier	Directeur

Remerciements

Je remercie les Professeurs Claude Casellas et Eduardo Galante de me faire l'honneur d'être rapporteurs de cette thèse. Merci aux Professeurs Serge Kreiter et Jean-Pierre Lumaret d'avoir accepté d'être membres du jury et d'assister à la présentation de ce travail.

Je remercie Jean-Pierre Lumaret pour m'avoir confié ce sujet de thèse et pour l'avoir suivi au cours de ces 4 ans.

Je remercie Claude Casellas, Serge Kreiter et Jörg Römbke pour les échanges fructueux et les questionnements que nous avons eus ensemble tout au long de ce travail.

Je souhaite remercier toute l'équipe européenne et canadienne du projet ivermectine, Jörg Römbke, Kevin Floate, Joost Lahr, Wolf Blanckenhorn, Adam Scheffczyk, Nicole Adler et Jean Bachmann pour leur expérience, leur enthousiasme et leur bonne humeur au cours des ateliers de travail riches en échanges. Ce projet a bénéficié de l'aide financière de l'Agence Fédérale de l'Environnement de l'Allemagne (UBA).

Je tiens à remercier Juliette Bloor de l'INRA Clermont-Ferrand pour son apport scientifique et sa contribution à ce travail, ainsi qu'Alexandre pour son appui technique.

Merci à Pierre Jay-Robert pour les échanges stimulants et son soutien et à Maëllia Gaultier pour son aide dans le tri des nombreux insectes.

Je remercie l'ensemble des personnels du Terrain d'Expérience du CEFÉ, en particulier Thierry, pour leur disponibilité et leur bonne humeur dans l'efficacité.

Ce travail a bénéficié de la connaissance taxonomique de Marc Tronquet pour les staphylins, Gérard Delvare pour les hyménoptères et de l'équipe de Wolf Blanckenhorn, en particulier Priska Jud, pour les diptères. Qu'ils en soient remerciés.

Je tiens aussi à remercier Pascal Teisserenc, éleveur à Saint-Martin de Londres, pour les facilités lors de l'expérimentation et notamment le traitement vétérinaire des animaux. Je le remercie également pour la qualité de son travail et pour son approvisionnement en délicieux broutard.

Merci à l'ensemble du personnel du laboratoire de zoogéographie pour les moments de détente et de partage : Joël, Jean-Noël, Michel, Martine, Eric, Jérôme, Sylvain, Lise, Olivier, Nassera ainsi que l'ensemble des stagiaires, thésards et post-doc qui ont contribué à la vie du laboratoire.

Je remercie les thésards en particulier Frédéric, Alfonsina et Céline pour leur soutien et leur dynamisme dans les bons moments comme dans ceux plus difficiles.

Des amis m'ont permis de relativiser les moments de stress autour d'une bonne bière : les Bonnets, Nico, Dimitri, Greg, Mister Croc, Eglantine, Ousman, Damien, Marion et les nombreux autres. Qu'ils en soient remerciés.

Je tiens à remercier aussi ma famille et ma belle-famille pour leur soutien tout au long de ce travail.

Enfin, je souhaite remercier tout particulièrement la personne sans qui tout cela n'aurait pas été possible, pour son soutien quotidien et sa présence irremplaçable, Camille.

En hommage à mon grand-père qui a su me transmettre sa curiosité et son intérêt pour les sciences et la nature en particulier. Que ce modeste travail soit le signe de ma reconnaissance.

Le bousier

Foi de coléoptère,

Pour le plein d'une sphère,

Il faut compter quatre fois

Le tiers de π R trois.

Dès lors, il va de soi

Qu'au plus fort de son poids

Dans un roulant volume,

Je pousse ma pitance

Sans résistance

Aucune.

Jean Tixier

Résumé

Les assemblages d'espèces colonisatrices des déjections constituent des systèmes d'étude intéressants de par la nature de la ressource exploitée et de par le rôle qu'ils exercent dans les écosystèmes pâturés. Une grande diversité d'espèces d'insectes, principalement des diptères et des coléoptères, colonisent les bouses et contribuent à leur disparition, permettant un apport en nutriments au pâturage. Comprendre le lien entre ces différentes espèces et les fonctions écologiques réalisées représente donc un enjeu afin de préserver ce système et d'en assurer son bon fonctionnement. Certaines molécules administrées comme endectocides au bétail, comme l'ivermectine, impactent la structure de la communauté coprophile par leurs effets toxiques sur certains groupes comme les Sepsidae. Bien que leurs effets se soient montrés significatifs sur l'émergence des insectes coprophiles, la disparition des bouses ne s'en est pas trouvée affectée. Il convient alors de rester prudent sur les effets à long terme de ce type de molécules, même si à court terme les effets ne paraissent pas pertinents. La première semaine est essentielle à la bonne dégradation des bouses par l'action d'une première vague de colonisation par les insectes coprophages, tandis qu'en seconde semaine la colonisation par les prédateurs en réduit la vitesse. L'ensemble de la communauté coprophile ne permet donc pas d'accélérer le processus de recyclage des bouses. Une augmentation des effectifs de bousiers accélère la disparition des bouses et indirectement favorise la minéralisation de la litière dans le sol. Toutes les espèces ne contribuent pas équitablement au fonctionnement du système. Les plus gros fouisseurs enterrent des quantités plus importantes de matière fécale, facilitant ainsi les échanges de nutriments entre le sol et la déjection. D'importantes pistes restent à développer concernant les facteurs influençant la colonisation et les interactions entre les organismes afin de pouvoir utiliser les bousiers comme bioindicateurs pour en mesurer les services rendus.

Mots clés: coprophages, biodiversité, pâturage, déjections animales, dégradation, écotoxicité.

Summary

Assemblages of species colonizing droppings constitute interesting systems for study due to the nature of the resource they exploit and the role they exert in the grazed ecosystems. A wide diversity of insects mainly flies and beetles colonize dung pats and contribute to their disappearance allowing a contribution in nutrients to the pasture. Understanding the relationship between these species and the ecological functions they perform represents therefore a stake to maintain this system and ensure its proper functioning. Some molecules administered as endectocides to livestock, such as ivermectin, impact the coprophile community structure by their toxic effects on certain taxonomic groups such as Sepsidae. Although their effects are significant on the emergence of coprophilous insects, dung disappearance was not affected. It is then advisable to remain careful on the long-term effects of this type of chemicals, even if the short-term effects are not relevant. The first week of colonization by the wave of coprophagous insects appear essential for complete dung degradation while the second week of colonization by predators reduced the speed of degradation. Therefore the whole coprophilous community does not accelerate the process of recycling dung. An increase of the numbers of dung beetles accelerates the disappearance of dung pats and the loss of litter in the soil. However, all species do not contribute in the same manner to the functioning of the system. The largest tunnelers bury larger amounts of fecal matter and thus they facilitate exchange of nutrients between soil and dung. Important trails remain to be developed concerning the factors influencing colonization and the interactions between organisms before to be able to use dung beetles as bioindicators and to measure their services.

Key words: dung beetles, biodiversity, pastures, animal waste, degradation, ecotoxicity.

Sommaire :

Liste des figures.....	4
------------------------	---

Liste des tableaux.....	9
-------------------------	---

Liste des abréviations.....	10
-----------------------------	----

1 Etat de l'art 13

1.1 Structure de la communauté	13
1.1.1 Un micro-habitat	13
1.1.2 Une ressource pour une grande diversité d'acteurs	13
1.1.3 Une communauté de bousiers bien structurée	17
1.1.4 Une contribution inégale des espèces au sein de la communauté	19
1.2 Fonctionnement de l'écosystème	20
1.2.1 Un processus écologique.....	20
1.2.2 Les fonctions écologiques.....	20
1.2.3 Les services écosystémiques	22
1.3 Perturbations.....	24
1.4 Objectifs de la thèse	26

2 Perturbations-structure : effets non-intentionnels de l'ivermectine sur la communauté coprophile 29

2.1 Contexte institutionnel de l'utilisation des produits vétérinaires et de leur impact sur la faune coprophage	29
2.2 Introduction à l'utilisation des produits vétérinaires et à leur impact sur la faune coprophage.....	32
2.3 Matériel et méthodes.....	33
2.3.1 Site	33
2.3.2 Bétail.....	36
2.3.3 Administration de IVM au bétail	36
2.3.4 Echantillonnage des déjections et expérimentation.....	36
2.3.5 Injection de l'IVM dans les fèces	38
2.3.6 Procédure analytique de détermination de l'IVM dans les déjections du bétail et le sol sous-jacent	38

2.3.7	Expérimentation sur le terrain	39
2.3.8	Analyses statistiques	41
2.4	Résultats	42
2.4.1	Pour-on	42
2.4.2	Spiked	55
2.4.3	Supplément écologique concernant la colonisation et l'émergence	61
2.5	Discussion et conclusion.....	66
2.5.1	Pour-on	66
2.5.2	Spiked	71
2.5.3	Colonisation.....	72
2.6	Synthèse de l'expérimentation multi-sites	75
2.6.1	Introduction.....	76
2.6.2	Matériel et méthodes.....	77
2.6.3	Résultats et discussion	79
2.7	Conclusion	85
3	Perturbations-fonctionnement	89
3.1	Effets non intentionnels de l'ivermectine sur le fonctionnement du système « bouse »	91
3.1.1	Etude montpelliéraine	91
3.1.2	Synthèse de l'expérimentation multi-sites.....	104
3.2	Contribution des vagues successives d'insectes coprophiles dans la dégradation des bouses dans un écosystème pâturé	110
3.2.1	Introduction.....	110
3.2.2	Matériel et méthodes.....	111
3.2.3	Résultats	113
3.2.4	Discussion	120
3.3	Conclusion	124
4	Structure-fonctionnement: l'utilisation de mésocosmes	127
4.1	Variation de la densité au sein de mésocosmes monospécifiques.....	129
4.1.1	Introduction.....	129
4.1.2	Matériels et méthodes	130
4.1.3	Résultats et discussion	134

4.2	Effet de la diversité des assemblages de bousiers sur l'exploitation des ressources à l'interface sol-bouse	140
4.2.1	Introduction.....	140
4.2.2	Matériel et méthodes.....	141
4.2.3	Résultats	147
4.2.4	Discussion	166
4.3	Conclusion	174
5	Conclusion générale	175
	Références.....	179
	Annexe.....	195

Liste des figures :

Figure 1: Réseau simplifié des interactions entre les principaux groupes d'une communauté coprophile (d'après Boxall et al., 2004).....	17
Figure 2: Cadre conceptuel liant les écosystèmes au bien-être humain (Kumar, 2010).	24
Figure 3: Facteurs biotiques et abiotiques influençant la dégradation des excréments (Floate, pers. comm.).	26
Figure 4: Conditions climatiques au cours de l'année d'expérimentation (2011-2012): variations hebdomadaires de la température (moyenne) et des précipitations.....	34
Figure 5: Traitement du bétail en Pour-on.	36
Figure 6: Dispositif sur le terrain de la ligne de pièges à émergence.	40
Figure 7: Piège à émergence pour collecter les insectes s'étant développés dans les bouses et le sol sous-jacent.....	40
Figure 8: Profil d'excrétion de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps après le traitement des animaux. Pour chaque traitement, deux mesures de la concentration en IVM dans les excréments ont été réalisées. La concentration en IVM décroît suivant une régression linéaire significative ($R^2 = 0,98$; $p = 2,26E-06$).	42
Figure 9: Disparition de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps (toutes les mesures). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 5 dates différentes pour chaque traitement.	44
Figure 10: Disparition de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps (valeurs moyennes). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 5 dates différentes pour chaque traitement. La courbe correspond à la régression linéaire réalisée pour le traitement 3 DPA ($R^2 = 0,84$; $p = 0,010$).	44
Figure 11: Disparition en fonction du temps de l'IVM (LN transformée) dans le sol sous les bouses (toutes les mesures). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 3 dates différentes (6, 9 et 13 mois après le dépôt sur le terrain) pour les 2 traitements correspondant aux concentrations initiales les plus élevées (D+3 et D+7 post-traitement). ..	45
Figure 12: Nombre de bousiers émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg.kg^{-1} de poids sec.....	46
Figure 13: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg^{-1} bouse, en poids sec.	47
Figure 14: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg^{-1} bouse, en poids sec.	47
Figure 15: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour trois semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg^{-1} bouse, en poids sec.	48

Figure 16: Nombre de diptères a) Sepsidae et b) Sphaeroceridae issus des cages d'émergence installées sur les bouses libres d'être colonisées pendant une semaine. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de poids sec.	49
Figure 17: Nombre total de familles de a) diptères (brachycères + nématocères) et de b) brachycères seuls recueillis dans les cages d'émergence disposées au-dessus des bouses (témoins et contenant de l'IVM) librement colonisées pendant une semaine. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec). Seules les familles avec plus d'un individu ont été prises en compte.	50
Figure 18: Indice de Shannon-Weaver et Equitabilité calculés sur le nombre et la distribution des représentants des familles de Brachycères issus des bouses (témoins et traitements) laissées libres d'être colonisées pendant une semaine sur le terrain. La teneur des bouses en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).	51
Figure 19: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (en poids sec).	52
Figure 20: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (en poids sec).	53
Figure 21: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour trois semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (en poids sec).	54
Figure 22: Nombre d'individus du genre <i>Spalangia</i> issus des bouses témoins (control) et des bouses contenant de l'IVM laissées libres d'être colonisées durant la première semaine suivant leur dépôt sur le terrain. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).	55
Figure 23: Concentrations d'IVM des bouses en fonction du temps passé sur le terrain (de mai 2011 à juin 2012). Les bouses ont été collectées à 5 reprises pour chaque modalité de traitement et les échantillons ont été analysés chimiquement pour y mesurer la concentration en IVM. C1, C2 et C3 correspondent aux différentes concentrations initiales en ivermectine injectées dans les bouses.	56
Figure 24: Concentrations d'IVM dans le sol situé immédiatement sous les bouses en fonction du temps passé sur le terrain (de mai 2011 à juin 2012). Les échantillons de sol ont été collectés à 2 dates pour chaque modalité de traitement et ont été analysés chimiquement pour mesurer la concentration en IVM. C1, C2 et C3 correspondent aux différentes concentrations initiales en ivermectine injectées dans les bouses.	56
Figure 25: Nombre de a) diptères (total) et b) brachycères capturés par bouse (cages d'émergence) en fonction des modalités de traitement (témoin, témoin acétone et trois concentrations d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).	58
Figure 26: Nombre de a) diptères (total) et b) brachycères capturés par bouse (cages d'émergence) en fonction des modalités de traitement (témoin, témoin acétone et trois concentrations d'IVM) pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).	59
Figure 27: Nombre de staphylins capturés dans les pièges d'émergence en fonction des différentes modalités de traitement pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).	60

Figure 28: Nombre de staphylins capturés dans les pièges d'émergence en fonction des différentes modalités de traitement pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg ⁻¹ de bouse (poids sec).....	61
Figure 29: Nombre de bousiers (aphodiens et scarabéides) s'étant développés par bouse en fonction de la durée de colonisation.	62
Figure 30: Nombre de a) diptères (total), b) nématocères et c) brachycères ayant émergé par bouse en fonction de la durée de colonisation.	64
Figure 31: Nombre de staphylins ayant émergé par bouse en fonction de la durée de colonisation.	65
Figure 32: Variation au cours du temps de la masse résiduelle des bouses (exprimée en matière sèche), en fonction du traitement initial (concentration initiale d'IVM) et du temps depuis leur dépôt sur le terrain. Les données correspondent à une valeur moyenne pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.	95
Figure 33: Diminution au cours du temps de la quantité de MO des bouses (exprimée en pourcentage par rapport au dépôt initial ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du traitement (teneur initiale d'IVM). Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.	96
Figure 34: Variation au cours du temps de la teneur minérale des bouses en fonction de leur teneur initiale en IVM (traitement) et du temps depuis leur dépôt. Les données ont été ramenées à une moyenne pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de l'évolution de cette teneur minérale.....	97
Figure 35: Variation au cours du temps de la masse de matière sèche restante des bouses en fonction de leur traitement et du temps (en mois) passé sur le terrain depuis la date initiale de leur dépôt. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de disparition des bouses en fonction des traitements	98
Figure 36: Diminution au cours du temps du pourcentage de MO (matière sèche) des bouses en fonction de des modalités de traitement. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.	99
Figure 37: Variation au cours du temps de la teneur en matières minérales des bouses en fonction des traitements. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de son évolution en fonction des traitements	100
Figure 38: Evolution au cours du temps de la quantité de MO des bouses non contaminés (témoin) (exprimée en grammes ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du site d'étude. Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque site et chaque date de collecte.	105
Figure 39: Diminution au cours du temps de la masse de MO des bouses (exprimée en grammes ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du traitement (teneur initiale d'IVM) pour a) Zurich, b) Wageningen, c) Lethbridge et d) Montpellier. Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.....	107
Figure 40. : Grillage métallique permettant l'exclusion des insectes colonisateurs.	112
Figure 41: Evolution au cours du temps du pourcentage de MO sèche résiduelle des bouses en fonction des modalités d'exclusion des insectes colonisateurs. Les données ont été moyennées pour chaque modalité et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.	114

Figure 42: Evolution au cours du temps de la teneur en matière minérale des bouses en fonction des modalités d'exclusion. Les données ont été moyennées pour chaque modalité et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de son évolution en fonction des traitements.	114
Figure 43: Pourcentage de MO sèche résiduelle des bouses treize mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.	115
Figure 44: Teneur en matières minérales des bouses deux mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.	116
Figure 45: Teneur en matières minérales des bouses six mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.	117
Figure 46: Evolution au cours du temps de la matière organique sèche restante des bouses témoins. Les boîtes à moustaches représentent la dispersion des cinq réplicats pour chaque date.	118
Figure 47: Evolution au cours du temps des coefficients de variation de la masse sèche de la matière organique des bouses pour les différents traitements d'exclusion.	119
Figure 48: Espèces utilisées dans les différents mésocosmes	130
Figure 49: Installation des mésocosmes sur le terrain d'expérience du CEF.	132
Figure 50: Relation entre la biomasse des bousiers et a) la perte de matière organique des déjections et b) la perte de litière (poids sec) dans les sachets pour l'ensemble des mésocosmes. Chaque point est la moyenne des quatre réplicats de chaque traitement obtenue après un séjour de 5 mois sur le terrain. La ligne pointillée représente la régression linéaire significative entre la biomasse et la variable ($p < 0,05$).	135
Figure 51: Relation entre les effectifs de bousiers et a) la perte de matière organique des déjections et b) la perte de litière sèche dans les sachets pour les trois espèces considérées. Chaque point représente la moyenne des quatre réplicats de chaque traitement obtenue après 5 mois sur le terrain ainsi que son erreur standard. Les droites avec tirets et en pointillés représentent les régressions linéaires significatives entre le nombre d'individus et la variable ($p < 0,05$) pour <i>O. vacca</i> et <i>C. erraticus</i> , respectivement.	136
Figure 52: Relation entre les effectifs de bousiers et a) la teneur minérale des déjections et b) la masse de pelotes fécales pour les trois espèces considérées. Chaque point représente la moyenne des quatre réplicats de chaque traitement obtenue après 5 mois sur le terrain ainsi que son erreur standard. La droite avec tirets, celle en pointillés et la droite pleine représentent les régressions linéaires entre le nombre d'individus et la variable pour <i>O. vacca</i> , <i>C. erraticus</i> et <i>C. schreberi</i> , respectivement.	138
Figure 53: Représentation graphique des compositions spécifiques des différents mésocosmes. Chaque carré représente un assemblage d'espèces dont les compositions relatives sont détaillées entre parenthèses ($P_{C.E.}; P_{O.V.}; P_{C.S.}$), où P est la proportion initiale d'individus de chaque espèce (<i>C.E.</i> : <i>Colobopterus erraticus</i> ; <i>C.S.</i> : <i>Caccobius schreberi</i> ; <i>O.V.</i> : <i>Onthophagus vacca</i>).	143
Figure 54: Nombre de nids au terme de l'expérience en fonction du nombre total d'individus d' <i>Onthophagus</i> et de <i>Caccobius</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	148
Figure 55: Masse sèche des nids au terme de l'expérience en fonction du nombre total d' <i>Onthophagus</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	149
Figure 56 : Graine ayant germé dans une pelote fécale enfouie dans un des mésocosmes.	150

Figure 57: Pourcentage de perte de matière organique sèche au terme de l'expérience (5 mois) en fonction du nombre d'individus d' <i>Onthophagus</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	152
Figure 58: Teneur en matière minérale des déjections (%) au terme de l'expérience (5 mois) en fonction du nombre d'individus d' <i>Onthophagus</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	153
Figure 59: Teneur en azote des déjections par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction du nombre d'individus d' <i>Onthophagus</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	156
Figure 60: Teneur en carbone des déjections par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction du nombre d'individus d' <i>Onthophagus</i> dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	156
Figure 61 : Teneur en azote du sol par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	160
Figure 62 : Teneur en carbone du sol par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	160
Figure 63 : Quantité d'azote minéral du sol (mg g ⁻¹ sol sec) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	162
Figure 64 : Valeurs du rapport NH ₄ /NO ₃ dans le sol au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.	163
Figure 65: Quantité d'azote microbien du sol (µg.g ⁻¹ dry soil) au terme de l'expérience (5 mois) en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre les deux variables.	165
Figure 66 : Pourcentage moyen de perte (poids sec) de matière organique des bouses (pour chaque mésocosme) en fonction de la biomasse des insectes fouisseurs dans les mésocosmes (mg) (régression linéaire : R ² = 0,706).	168
Figure 67: Teneur en matière minérale moyenne des bouses (pour chaque mésocosme) en fonction de la biomasse des insectes fouisseurs dans les mésocosmes (mg) (régression linéaire : R ² = 0,769).	169
Figure 68: Masse moyenne (poids sec) des nids enfouis par les insectes (g) (pour chaque mésocosme) en fonction de leur biomasse dans les mésocosmes (régression linéaire : R ² = 0,846).	169

Liste des tableaux :

Tableau 1: Effectifs de coléoptères coprophages capturés en 2011 sur le site d'étude (grâce à 4 pièges CSR relevés deux jours après l'appâtage).	35
Tableau 2 : Résultats de l'ANOVA à 2 facteurs sur la concentration en IVM des bouses en fonction du traitement (3, 7, 14 et 28 DPA) et du temps (0, 1, 2, 6, 9 et 13 mois).	43
Tableau 3: Caractéristiques climatiques et propriétés du sol des différents sites d'étude.	78
Tableau 4 : Aperçu des effets de l'IVM à différentes concentrations (en mg.kg ⁻¹ de poids sec) sur les différents groupes taxonomiques, selon les sites d'étude : significatifs en rouge, non-significatifs en vert et intermédiaires en jaune.	81
Tableau 5: Résultats de l'ANCOVA réalisée sur la masse de matière organique sèche en fonction du site, du temps passé sur le terrain, de la concentration initiale en ivermectine des déjections et de leurs interactions respectives. Les interactions non significatives ont ensuite été retirées du modèle afin de ne conserver que les variables significatives.	106
Tableau 6: Masse sèche (en grammes) de la matière organique des bouses (médiane et interquartiles) pour les différents traitements d'exclusion à deux dates après leur dépôt (6 et 13 mois).	119
Tableau 7: Abondances et biomasses initiales (poids sec) des insectes introduits dans les différents mésocosmes.....	132
Tableau 8: Effets des espèces et de la densité en bousiers sur la disparition de la MO des bouses et sur la perte de litière. Les F values de l'ANCOVA sont données: les effets significatifs (P<0,1) sont en gras.....	137
Tableau 9: Abondance et biomasse initiale (mg, poids sec) des espèces dans les différents mésocosmes	144
Tableau 10: Paramètres du GLM influençant le nombre et la masse de nids pédotrophiques	148
Tableau 11: Paramètres du GLM influençant la masse végétale sèche.....	150
Tableau 12: Paramètres du GLM influençant le pourcentage de perte de matière organique sèche des bouses	151
Tableau 13: Paramètres du GLM influençant la teneur minérale des déjections.....	153
Tableau 14: Paramètres du GLM influençant les teneurs en azote et carbone dans les déjections par rapport au poids sec (%)	155
Tableau 15 : Paramètres du GLM influençant le pourcentage de perte de litière	157
Tableau 16 : Valeurs moyennes des paramètres du sol en fonction des traitements des différents mésocosmes.....	158
Tableau 17 : Paramètres du GLM influençant la teneur en azote du sol par rapport au poids sec (%).....	159
Tableau 18 : Paramètres du GLM influençant le pourcentage de carbone dans le sol.....	159
Tableau 19 : Paramètres du GLM influençant la teneur en azote minéral du sol	161
Tableau 20 : Paramètres du GLM influençant le rapport NH ₄ /NO ₃ dans le sol.....	162
Tableau 21 : Paramètres du GLM influençant la quantité d'azote microbien du sol (µg.g ⁻¹ sol sec) en fonction de la masse végétale sèche, des espèces et de leurs interactions	164
Tableau 22 : Paramètres du GLM influençant la quantité de carbone lessivable dans le sol (µg.g ⁻¹ sol sec)	165

Liste des abréviations :

AIC : Akkaike Information Criterion

AMM : Autorisation de Mise sur le Marché

ANCOVA : Analysis Of Covariance

ANOVA : Analysis Of Variance

C1, C2, C3 : Concentrations 1, 2, 3

CE : Colobopterus erraticus

CEFE : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

CS : Caccobius schreberi

DDL: Degré De Liberté

DOTTS : Dung Organism Toxicity Test Standardization

DPA : Days Post Administration

DT₅₀ : Half-Life Degradation Time

EC₅₀ : Half maximal Effective Concentration

EMA : European Medicine Agency

ERA : Environmental Risk Assessment

GLM : Generalized Linear Model

IVM : Ivermectine

KW : Kruskal-Wallis

LC₅₀ : Median Letale Concentration

LN : Logarithme Népérien

LOD : Limit Of Detection

LOEC : Lowest Observed Effect Concentration

MEA : Millenium Ecosystem Assessment

MO : Matière Organique

MW : Mann-Whitney

NOEC : No Observed Effect Concentration

OCDE : Organisation de Coopération et de Développement Economique

OV : Onthophagus vacca

SML : Saint-Martin de Londres

TEEB : The Economics of Ecosystems and Biodiversity

UBA : Umwelt Bundesamt

UE : Union Européenne

US : United States

VICH : International Cooperation on Harmonisation of Technical Requirements for
Registration of Veterinary Medicinal Products

VMP : Veterinary Medicine Product

W : Wilcoxon

1 Etat de l'art

1.1 Structure de la communauté

1.1.1 Un micro-habitat

Dans un écosystème pâturé, les déjections des animaux constituent des micro-habitats aux caractéristiques particulières puisqu'ils sont relativement petits en taille, dispersés et d'une durée limitée. Ces excréments sont caractérisés par leur texture, leur composition chimique et leur teneur en eau qui diffèrent selon leur origine (ovins, bovins, équidés...) et leur âge (Mohr, 1943). Ces micro-habitats vont être plus ou moins rapidement altérés en fonction des caractéristiques physiques et climatiques de l'environnement (en particulier les précipitations, la température et le vent). Ces différentes conditions influencent la vitesse de dessiccation des excréments et par conséquent leur attractivité. Celle-ci est généralement maximale pendant les premières heures après leur dépôt puis elle tend à diminuer plus ou moins rapidement en fonction de sa composition et des composés volatils présents (attractivité d'autant plus longue que les excréments sont riches en composés azotés). Lumaret et Kirk (1987) ont montré qu'il existait une relation positive directe entre la taille de l'excrément et la durée d'attractivité. Deux modèles principaux ont été mis en évidence, basés sur la taille de l'excrément et son origine : 1) le modèle « bouse » avec une forte teneur en eau permettant aux larves des insectes coprophages de se développer à condition de rester dans une zone intermédiaire entre la croûte très sèche et la matière fécale encore fraîche, en évitant d'être rejointes par le front de dessiccation qui sépare ces deux zones extrêmes (Lumaret, 1975) ; 2) le modèle « crotte de mouton », plus sèche et sujette à une dessiccation rapide forçant les larves des insectes coprophages à se développer à l'interface sol-excrément ou même dans le sol sous-jacent.

Avec ces caractéristiques, les excréments représentent des micro-habitats très particuliers et éphémères pour de nombreux organismes coprophiles (Mohr, 1943), mais ils peuvent également représenter une ressource en eau et en substances azotées non négligeable pour de nombreuses espèces d'invertébrés non coprophages (abeilles, lépidoptères), spécialement dans les régions arides ou durant les périodes sèches de l'année.

1.1.2 Une ressource pour une grande diversité d'acteurs

Les espèces sont spécialisées et adaptées à des niches écologiques particulières (Schoener, 1974; Doube, 1987) et leurs préférences pour tel ou tel habitat reflètent à la fois les contraintes du milieu physique (Andrewartha & Birch, 1954) et de leur environnement

biotique, incluant la teneur en nutriments (Gittings & Giller, 1998), la compétition intra- et interspécifique (Schoener, 1983; Giller & Doube, 1989) et la prédation (Sih, 1982). La sélection des habitats peut également représenter un compromis entre les besoins des adultes et ceux de leurs larves. Les assemblages d'organismes rencontrés dans les habitats dispersés et éphémères sont souvent caractérisés par un nombre élevé d'espèces avec de bonnes capacités de dispersion leur permettant la colonisation de nouveaux habitats (Beaver, 1977; Chesson, 1986; Travis & Dytham, 1999). Les espèces spécialisées font partie généralement des premiers colonisateurs d'une nouvelle ressource, remplacées progressivement par des espèces plus généralistes (Hanski, 1987a; Menendez & Gutierrez, 1999), mais ce n'est pas toujours le cas, comme par exemple lors de la succession des espèces dans un cadavre.

Les premiers arrivants ont un avantage pour exploiter la nouvelle ressource constituée par un excrément nouvellement produit. Dans des environnements à ressources limitées, on peut s'attendre à une forte compétition et une prédation élevée aboutissant à des phénomènes d'exclusion et de la sorte à une faible diversité (Wall & Lee, 2010). Toutefois, des ressources distribuées au hasard et de manière éparse sont colonisées par des assemblages d'espèces très variables, au gré d'arrivées en partie aléatoires (Hanski, 1987a; Giller & Doube, 1994). En plus des composés volatils dégagés par l'excrément, la colonisation est déterminée par les phéromones émises par les organismes colonisateurs entraînant l'agrégation ou au contraire l'exclusion des individus (Francke & Dettner, 2005). Les processus d'agrégation peuvent faciliter la stabilité et la coexistence des espèces, particulièrement lorsque les colonisateurs sont de petite taille et ne peuvent pas à eux seuls accaparer l'ensemble de la ressource (Atkinson & Shorrocks, 1984; Hanski & Cambefort, 1991; Heard & Remer, 1997; Hirschberger, 1998; Woodcock et al., 2002; Hutton & Giller, 2004; Horgan & Fuentes, 2005; Wall & Lee, 2010). Les effets de ces signaux chimiques sur les populations peuvent être contradictoires ; ils sont positifs lorsqu'ils permettent la localisation de la ressource, ils sont négatifs lorsque la capacité d'accueil maximale est atteinte et que cela risque d'entraîner, par exemple, un accroissement de la mortalité larvaire (Dicke & Sabelis, 1988). Un effet bénéfique supplémentaire lié à l'agrégation est la diminution du risque de parasitisme due à l'augmentation de la densité larvaire (Rohlf & Hoffmeister, 2004). Un autre intérêt des signaux chimiques au sein de la communauté coprophile concerne la capacité de certains acariens phorétiques à sélectionner leur hôte grâce à leurs composés cuticulaires (Niogret et al., 2006b). La détermination fine des composés à l'origine de l'ensemble de ces comportements reste très difficile à analyser. Toutefois, des études ont permis de montrer que de nombreux individus d'une même espèce pouvaient s'agréger dans certains excréments

alors que très peu occupent les autres dépôts (Hanski & Cambefort, 1991; Wall & Lee, 2010). Il est possible que certains insectes soient attirés par des signaux non-spécifiques émis par des individus abondants agrégés dans un excrément. Cela permettrait ainsi aux espèces plus rares d'augmenter leur chance de reproduction (Holter, 1982). L'importance des phénomènes d'agrégation semble également varier d'une espèce à l'autre. Blanckenhorn et al. (2000) ont montré qu'entre *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus) et *Sepsis cynipsea* (Linnaeus), deux espèces de diptères coprophages, *S. stercoraria* était régulièrement répartie entre les excréments contrairement à *S. cynipsea*. Le degré d'agrégation dépend probablement d'autres facteurs tels que la stratégie de reproduction, la prédation et la densité des organismes présents au sein de l'habitat (Hirschberger, 1998; Menendez & Gutierrez, 1999).

Parmi la quantité d'organismes s'agréant sur les bouses et interagissant (Fig. 1), on trouve majoritairement des insectes, notamment des coléoptères et des diptères. La déjection en elle-même est un abri et une ressource trophique. Les adultes et les larves des coléoptères coprophages (ou bousiers) se nourrissent principalement de l'excrément. En Europe occidentale ils sont principalement regroupés entre les familles des Scarabaeidae et des Aphodiidae, tandis que les Geotrupidae forment une petite famille un peu à part. Quant aux diptères, la majorité des espèces sont coprophages au stade larvaire, bien que certaines puissent également être prédatrices. De nombreuses espèces de diptères changent de stratégie durant leur développement larvaire, en étant saprophages pendant leurs premiers stades puis prédatrices au cours du dernier stade (Hammer, 1942; Hanski, 1987b). Leurs larves étant coprophages, une grande quantité de coléoptères et de diptères utilisent les excréments comme site de ponte. Des comportements de reproduction très spécifiques peuvent alors être observés mais la durée de vie de la déjection ne permet généralement qu'à une seule génération de se développer. En particulier, les bousiers réalisent tout leur cycle de développement dans l'excrément ou dans le sol sous-jacent. L'exploitation de tels micro-habitats se fait sur la base d'une succession d'espèces colonisatrices à différentes échelles temporelles (journée et saisons). Les espèces ont des rythmes d'activité différents (diurne, nocturne...) et des phénologies distinctes. Pendant leur période d'activité, ces insectes peuvent localiser les excréments en vol grâce à leurs récepteurs antennaires puis se poser directement sur la ressource ou à une distance suffisamment proche pour terminer leur course en marchant. Les déjections n'attirent pas que des espèces coprophages mais également d'autres insectes coprophiles (principalement des hyménoptères mais aussi d'autres coléoptères) appartenant à des niveaux trophiques souvent plus élevés. La plupart des

hyménoptères associés aux excréments sont des parasitoïdes d'insectes se développant dans les bouses (parasitisme des larves et des pupes) (Figg et al., 1983). Une grande partie des staphylins rencontrés dans les bouses sont prédateurs à l'état adulte et larvaire ; certaines espèces (Oxytelidae) sont parasites ou prédatrices des larves de mouches. D'autres prédateurs sont également présents dans les bouses, en particulier des Histeridae et des Hydrophilidae.

Les déjections n'habritent pas une juxtaposition d'organismes sans interactions les uns avec les autres. Certains sont prédateurs (Valiela, 1969; Macqueen & Beirne, 1975a; Fay & Doube, 1983; Roth et al., 1983) et la compétition joue un rôle important dans ce système (Legner & Grant, 1978; Tyndale-Biscoe et al., 1981; Roth et al., 1983; Sigurjonsdottir, 1984; Ridsdill-Smith et al., 1986; Hirschberger & Degro, 1996; Hirschberger, 1999), qu'elle soit intraspécifique (Amano, 1983) ou interspécifique (Fay & Doube, 1983). Les mouches et les bousiers en particulier sont en compétition pour la même ressource trophique (Ridsdill-Smith et al., 1986; Tyndale-Biscoe & Vogt, 1991). Smith et Matthiessen (1984) ont montré que l'exclusion d'une seule espèce de bousier (*Onthophagus ferox* (Har.) ou *Onitis alexis* (Klug)) entraînait une augmentation du nombre d'émergences de mouches dans les bouses. D'après Palestini et al. (1998), la compétition interspécifique ne constituerait toutefois pas une contrainte majeure pour l'organisation de la communauté d'insectes. D'autres interactions lient les insectes coprophiles puisque certaines espèces bénéficient de la présence des autres. Les bousiers creusent des tunnels qui apportent l'oxygène nécessaire à d'autres membres de la communauté. Certaines mouches utilisent ces tunnels pour pénétrer profondément dans l'excrément et y déposer leurs œufs et tandis que des prédateurs comme les staphylins les utilisent pour rechercher leurs proies (Valiela, 1974).

Au-delà des préférences trophiques, la structure de l'habitat (milieu ouvert vs fermé) effectue un filtre qui contrôle l'abondance relative des espèces (Lumaret, 1983). D'autres facteurs comme les conditions climatiques conditionnent également la diversité des communautés. Sous climats tempérés ou dans les plaines froides et humides, les lombrics utilisent largement les excréments tandis qu'en altitude et dans les zones plus sèches les bousiers sont prépondérants (Nichols et al., 2008). A l'échelle de l'excrément, le degré de colonisation par les espèces varie très largement et peut être imputé à des différences édaphiques (profondeur et humidité du sol) ou micro-climatiques (température, humidité relative, luminosité...). Ces micro-conditions, bien que difficiles à percevoir, semblent déterminer l'ordre d'apparition des taxons (Menendez & Gutierrez, 1999). Les arrivées se font par escouades successives après le dépôt de l'excrément, avec une arrivée rapide des

coprophages (Desière, 1974). Les prédateurs et les parasitoïdes n'arrivent habituellement qu'un peu plus tard.

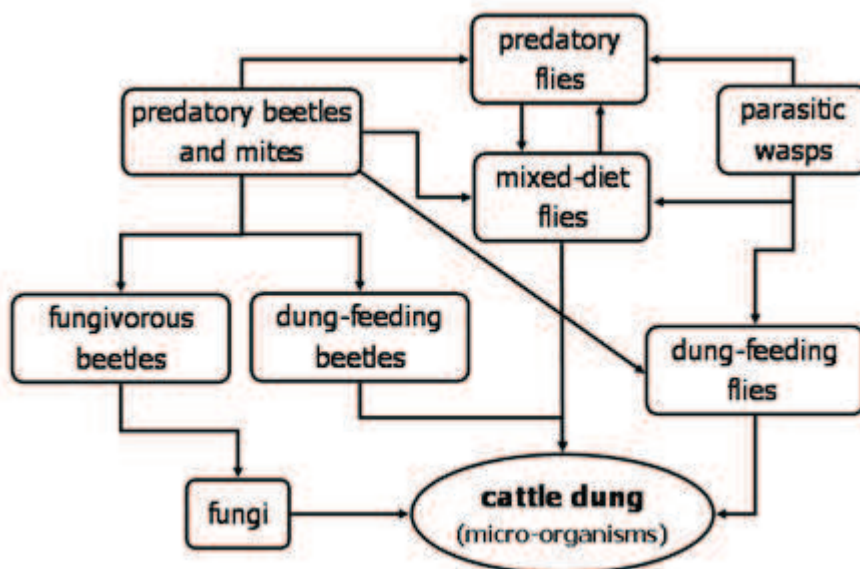


Figure 1: Réseau simplifié des interactions entre les principaux groupes d'une communauté coprophile (d'après Boxall et al., 2004).

1.1.3 Une communauté de bousiers bien structurée

Les assemblages de bousiers constituent un bon modèle d'individus différents exploitant la même ressource discrète et éphémère. Ce modèle permet également de se poser la question de la coexistence d'espèces concurrentes dont l'action commune conduit à un service écosystémique efficace (Hanski & Cambefort, 1991). La comparaison du mode d'exploitation de la bouse de vache par rapport aux crottins de brebis met en lumière les différentes stratégies mises en œuvre par les bousiers, avec des préférences trophiques parfois marquées (Lumaret & Iborra, 1996; Dormont et al., 2007). En Europe, les bousiers se répartissent en trois guildes principales selon leurs stratégies de reproduction : les fouisseurs (ou paracoprides), les résidents (ou endocoprides) et les rouleurs (ou télécoprides). Ces stratégies s'inscrivent sur le continuum r - K des stratégies démographiques. Les résidents se situent plus du côté r, les rouleurs du côté K et les fouisseurs entre les deux. Ces stratégies sont liées à la résilience des espèces face aux perturbations, les espèces opportunistes (stratégies r) étant les plus résilientes puisque capables de se développer dans des milieux perturbés (Nitschke & Innes, 2006).

A ces guildes correspond une diversité de comportements de nidification et de stratégies d'utilisation de la ressource trophique. Les endocoprides s'accouplent et pondent dans la matière stercorale ; les paracoprives enfouissent dans leurs nids pédotrophiques des réserves de matière fécale où sont déposés les œufs ; les télécoprides déplacent des fragments d'excrément en les façonnant en une boule qui est ensuite roulée et enfouie à distance avant d'y déposer un œuf. Une dernière guildes, plus marginale, est celle des cleptocoprives qui utilisent les pelotes déjà constituées par les autres espèces pour y substituer leur propre ponte (Halffter & Matthews, 1966; Doube, 1986; Doube et al., 1988; Giller & Doube, 1989). La très grande majorité des espèces d'Aphodiidae coprophages sont des résidents qui ne délocalisent pas la matière fécale (Hanski & Cambefort, 1991). En France, les rouleurs, sont regroupés dans la sous-famille des Scarabaeinae ; ils sont représentés par les genres *Scarabaeus* L., *Gymnopleurus* Illiger et *Sisyphus* Latreille. Les fouisseurs sont plus hétérogènes sur le plan taxonomique puisqu'ils rassemblent aussi bien les Geotrupidae que les Coprinae (Scarabaeidae). La morphologie des espèces correspond grossièrement à leur mode d'exploitation de la ressource trophique et donc à leur guildes : corps allongé des aphodiens ; longues pattes postérieures des rouleurs qui leur permettent de rouler des boules d'excrément, et des pattes antérieures trapues avec des dents formant un peigne qui facilite à la fois le façonnage de la boule et le creusement du terrier. Ce partage en guildes permet à la fois une exploitation optimale de la ressource trophique (développement des larves dans l'excrément ou dans des nids pédotrophiques) et de l'espace (nids creusés à distance pour les rouleurs ; nids sous la déjection pour les fouisseurs, avec une micro-distribution verticale selon la taille des espèces) (Edwards & Aschenborn, 1987).

La colonisation des excréments par les bousiers apparait à première vue peu discriminée et souvent ils ont été considérés comme polyphages. Toutefois, des études récentes ont montré de vraies préférences alimentaires chez certaines espèces, dépendant de leur capacité à discriminer et exploiter (pièces buccales) les excréments (Lumaret & Iborra, 1996; Verdú & Galante, 2004; Dormont et al., 2007). L'analyse de l'influence des composés volatils émis par un excrément est essentielle pour comprendre la structuration des assemblages (Hanski & Cambefort, 1991). Au laboratoire dans des tests de choix, ces insectes s'orientent préférentiellement vers les excréments qui ont leur préférence dans la nature (Dormont et al., 2007). Cependant la connaissance des signaux chimiques émanant des excréments et des organismes reste très partielle et d'autres études seraient nécessaires pour comprendre les mécanismes structurant les communautés de bousiers.

De nombreuses questions restent également en suspens quant à l'importance de la chronologie de colonisation des différentes espèces. Cela permettrait en particulier de mieux comprendre le rôle de chacune dans les mécanismes interactionnels, tels que la facilitation, la complémentarité, la compétition ou la prédation. L'intégration de ces mécanismes est primordiale pour en comprendre les conséquences en termes de fonctionnement, notamment en cas de perturbations. L'impact direct d'une perturbation sur une espèce pourrait alors entraîner une cascade d'effets indirects sur d'autres espèces.

1.1.4 Une contribution inégale des espèces au sein de la communauté

Dans les assemblages d'espèces coprophages, quelques-unes seulement sont dominantes et constituent le noyau fonctionnel. Lumaret (1983) a proposé de fixer à 10% le seuil d'abondance relative (en nombre d'individus) des espèces prises en compte pour constituer le noyau fonctionnel, celles dépassant ce seuil étant identifiées comme les principales espèces responsables du fonctionnement. Ces quelques espèces (3 à 4 simultanément, représentant ensemble souvent de 75 à 80% des effectifs) effectuent à un moment donné l'essentiel des processus conduisant à la dégradation des excréments. Pour coexister, les différentes espèces qui constituent le même noyau fonctionnel doivent soit appartenir à des guildes distinctes, soit être de tailles suffisamment différentes si elles appartiennent à la même guildes. Cette partition de niches permet de réduire la compétition interspécifique et d'utiliser de manière optimale la ressource trophique. On retrouve ces mêmes modalités d'organisation en noyaux fonctionnels aussi bien en montagne qu'en plaine, sous climat méditerranéen ou continental, en France ou au Canada (Lumaret et al., 1992; Stiernet & Lumaret, 1993; Kadiri et al., 2014). La diversité des traits fonctionnels entre les espèces du noyau de la communauté assure ainsi le bon fonctionnement du système (Chapin et al., 1997). Un système diversifié avec une forte complémentarité gagne en effet en résilience. Toutefois la redondance fonctionnelle joue également un rôle en augmentant la résistance du système, en particulier face aux perturbations (Downing et al., 2012). Il convient donc de ne pas s'intéresser uniquement aux espèces abondantes dans un assemblage, mais également de prendre en compte le rôle joué dans le système par les espèces plus rares ou marginales. Celles-ci pourraient théoriquement constituer une réserve de fonctionnement, en assurant des fonctions écologiques équivalentes à celles des espèces majeures dont les effectifs pourraient être amenés à diminuer drastiquement à la suite d'un changement environnemental ou d'une perturbation. C'est ce qui a déjà été montré dans les communautés de coprophages en région méditerranéenne (Lumaret et al., 1992).

1.2 Fonctionnement de l'écosystème

1.2.1 Un processus écologique

La dégradation des déjections est due à leur fragmentation mécanique associée à leur consommation et leur ensemencement par des micro-organismes du sol. Les bousiers sont à l'origine du processus, en dilacérant et en dispersant les excréments. Les fouisseurs et les rouleurs en particulier sont des acteurs majeurs, en délocalisent des quantités plus ou moins importantes et en les enfouissant dans le sol, ce qui assure le transfert vertical et horizontal d'une matière organique riche en nutriments tout en provoquant des changements biochimiques et sa contamination par des micro-organismes du sol, principaux responsables de la minéralisation des déjections. Les résidents contribuent également à la dégradation, en créant des ouvertures à la surface de l'excrément tout en creusant des galeries à l'intérieur. Cette aération facilite l'oxygénation de la masse initiale qui était anaérobie tout en assurant sa porosité en permettant à l'eau de s'infiltrer. En consommant une partie de la matière fécale, les coprophages contribuent aussi à sa dégradation. Enfin leur circulation au cœur de l'excrément permet son ensemencement par les micro-organismes qui participent à la minéralisation. Toutes ces actions conjuguées ont pour conséquence la dégradation des excréments et ainsi la réalisation de fonctions écologiques primordiales dans le cas d'un système pâturé.

1.2.2 Les fonctions écologiques

Le bétail produit une grande quantité de déjections qui doivent être rapidement dégradées et incorporées au sol pour éviter des pertes massives d'azote par volatilisation. Cet élément est souvent limitant et conditionne le niveau de la productivité primaire (Vitousek et al., 1997). 80% de l'azote d'un excrément peuvent retourner dans l'atmosphère si celui-ci n'est pas incorporé rapidement après son émission. Par leur activité fouisseuse, les bousiers préviennent une partie de cette perte due à la volatilisation sous forme d'ammoniac (NH_3) (Gillard, 1967) et ils améliorent la fertilité des sols en augmentant la quantité d'azote disponible pour les plantes (Yokoyama et al., 1991a). La volatilisation et la minéralisation de l'azote sont des processus réalisés par des bactéries. Les conditions aérobies obtenues par la réalisation d'un dense réseau de galeries dans les déjections, ainsi que les teneurs élevées en carbone et azote dans l'horizon supérieur du sol (dus là aussi à l'activité fouisseuse des bousiers), stimulent la croissance bactérienne, en particulier celle des bactéries ammonifiantes responsables de la minéralisation (Yokoyama et al., 1991a; Yokoyama & Kai, 1993). Le travail de trituration de la matière fécale par les insectes affecte aussi les taux de volatilisation

de l'azote en diluant l'azote inorganique disponible par son incorporation dans le sol. Cette action améliore la fixation de l'azote bien que les bénéfices nets restent inconnus (Yokoyama et al., 1991a). On note aussi l'augmentation de la concentration en nutriments (N, P, K, Ca et Mg) dans les sols du fait de l'activité des bousiers (Galbiati et al., 1995; Bertone, 2004; Lastro, 2006; Yamada et al., 2007). Leur activité peut entraîner une augmentation du pH du sol et de sa capacité d'échange, sans modification notable de la teneur en humus (Bertone, 2004; Groffman et al., 2004). Ce recyclage accéléré des nutriments présents dans les déjections augmente de la sorte le rendement des pâturages (Bornemissza & Williams, 1970; Bang et al., 2005).

La productivité primaire est facilitée par une bonne bioturbation qui entraîne une augmentation de la friabilité, de l'aération et de capacité de rétention d'eau du sol (Gillard, 1967; Bornemissza & Williams, 1970; Macqueen & Beirne, 1975b). Les fousseurs jouent un important rôle de bioturbation en déplaçant de grandes quantités de terre au moment de leur nidification (Mittal, 1993). Malgré une architecture variable des nids pédotrophiques, la plupart des espèces construisent des tunnels avec plusieurs chambres. Ces tunnels peuvent atteindre plusieurs dizaines de centimètres de profondeur et ils sont parfois légèrement comblés avec de la terre pour protéger les larves qui se développent dans les réserves trophiques enfouies par les insectes. La profondeur des tunnels ainsi que la quantité de terre déplacée sont généralement positivement corrélées avec la taille du bousier (Lindquist, 1933; Halffter & Edmonds, 1982; Edwards & Aschenborn, 1987). Dans d'autres circonstances, des organismes tels que les fourmis, les termites ou les vers de terre creusent également des tunnels participant à la bioturbation. Plusieurs études ont montré en particulier l'importance des vers de terre dans la dégradation des excréments dans certaines parties tempérées de l'Europe (Holter, 1977; Holter, 1979), de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande (Edwards, 2004).

Les bousiers interagissent avec les mouches coprophages et par compétition contribuent à la régulation de leurs effectifs. Certaines espèces de ces mouches sont considérées comme des nuisances pour le bétail (principalement *Musca autumnalis*, *M. vetustissima*, *Haematobia thirouxii*, *H. irritans exigua* et *H. irritans irritans*). Les femelles sont hématophages et leurs nombreuses piqures conduisent à un stress permanent du bétail et donc à une réduction des performances zootechniques (Haufe, 1987) et à une chute de sa qualité (Guglielmone et al., 1999), se traduisant par une perte financière pour les éleveurs (Byford et al., 1992). En présence de bousiers, la survie des mouches tend à décliner

en réponse à l'action mécanique (activité de trituration de la matière fécale et creusement des galeries) endommageant les œufs, à la prédation notamment par des acariens phorétiques amenés par les bousiers et à la compétition pour la ressource trophique (Bornemissza, 1970; Blume et al., 1973; Macqueen & Beirne, 1975a; Hughes et al., 1978; Moon et al., 1980; Wallace & Tyndale-Biscoe, 1983; Feehan et al., 1985; Doube, 1986; Ridsdill-Smith et al., 1986; Ridsdill-Smith et al., 1987; Mariategui, 2000; Bishop et al., 2005). Ces acariens, transportés de proche en proche (Krantz, 1998; Niogret et al., 2004; Niogret et al., 2006a; Niogret et al., 2010) détruisent une quantité non négligeable d'œufs et de jeunes larves de mouches (Wallace et al., 1979). Cette régulation des populations de diptères est complétée par une prédation par les histérides et les staphylins et un parasitisme des larves ou pupes par de petits hyménoptères parasitoïdes.

D'autres fonctions écologiques peuvent également être citées telles que la dispersion secondaire des graines et la prévention de perte de surface de pâturage par accumulation des excréments (Bornemissza & Williams, 1970; Waterhouse, 1974; Bornemissza, 1976; Andresen & Levey, 2004; Santos-Heredia et al., 2010; Santos-Heredia et al., 2011). Toutes ces fonctions sont essentielles pour assurer une bonne qualité des pâtures. Elles rentrent dans le cadre des services écosystémiques, une notion récemment développée et basée sur une approche économique de l'efficacité fonctionnelle des organismes.

1.2.3 Les services écosystémiques

La notion de services écosystémiques recouvre l'ensemble des fonctions écologiques directement bénéfiques à l'homme (De Groot et al., 2002). L'économie, sa santé et son bien-être sont intimement liés au bon état de fonctionnement des écosystèmes (MEA, 2005) (Fig. 2). L'identification des relations entre la biodiversité et les fonctions est cruciale pour prédire les impacts écologiques et économiques liés aux activités anthropiques (Armsworth et al., 2007). Les études portant sur les services rendus par les bousiers ont mis en évidence la valeur qu'ils représentent pour l'élevage (Ferrar, 1975; Doube et al., 1991; Kirk et al., 1991; Losey & Vaughan, 2006; Nichols et al., 2008). Le cas de l'Australie constitue un parfait exemple de l'importance économique des bousiers. L'absence de bousiers adaptés aux excréments du bétail importé a entraîné une accumulation sans précédent de fèces non dégradées (Bornemissza, 1960; Bornemissza, 1976) entraînant une explosion des populations de mouches nuisibles au bétail (Hughes, 1975) et une perte massive des surfaces pâturables (Ferrar, 1975). Ce dysfonctionnement du système a entraîné une perte économique élevée pour les éleveurs australiens, contraints d'importer des bousiers adaptés pour réduire

l'accumulation des bouses (Kirk et al., 1991). L'Australie n'est toutefois qu'un exemple et les bousiers jouent un rôle clé dans la durabilité des systèmes de production du bétail à l'échelle mondiale. L'élevage, avec 3,4 milliards d'hectares pâturés, occupe 25% de la surface totale du globe (hors glace). La part de l'élevage intensif (avec une productivité relativement importante) et celle de l'élevage extensif représentent respectivement 41 et 59% de l'élevage total (Steinfeld et al., 2006). Même si les services écosystémiques comme le recyclage des nutriments et le travail du sol réalisés par les bousiers restent difficiles à évaluer, pour les Etats-Unis on a estimé à 380 millions de dollars (US) par an la valeur nette apportée par les bousiers à l'industrie bovine (Losey & Vaughan, 2006). Cette estimation s'appuie largement sur des valeurs publiées par Fincher (1981) et Anderson et al. (1984).

Les relations entre diversité taxonomique, fonctions écologiques et services écosystémiques sont encore difficiles à appréhender. Il convient d'identifier les espèces ou les traits clés reliés à ces fonctions écologiques, les facteurs qui modulent ces fonctions ainsi que les échelles spatio-temporelles pertinentes pour analyser les agents et leurs fonctions (Kremen, 2005). D'après Nichols et al. (2008), une étape indispensable est la caractérisation de la relation entre les fonctions écologiques et les services écosystémiques. Il est très peu vraisemblable que toutes les fonctions écologiques assurées par les bousiers soient pertinentes dans tous les contextes naturels et socio-économiques. L'identification d'espèces ou groupes d'espèces indicateurs d'une richesse spécifique importante et d'un bon fonctionnement serait évidemment idéale. Un tel indicateur nécessiterait d'être sensible aux perturbations pour réagir en cas de risque environnemental. Pour pallier la difficulté que représente l'identification d'un tel indicateur, les études portant sur le lien entre la structure des communautés coprophiles et les fonctions écologiques réalisées sont essentielles, en particulier lorsqu'on manipule le système en lui faisant subir un stress.

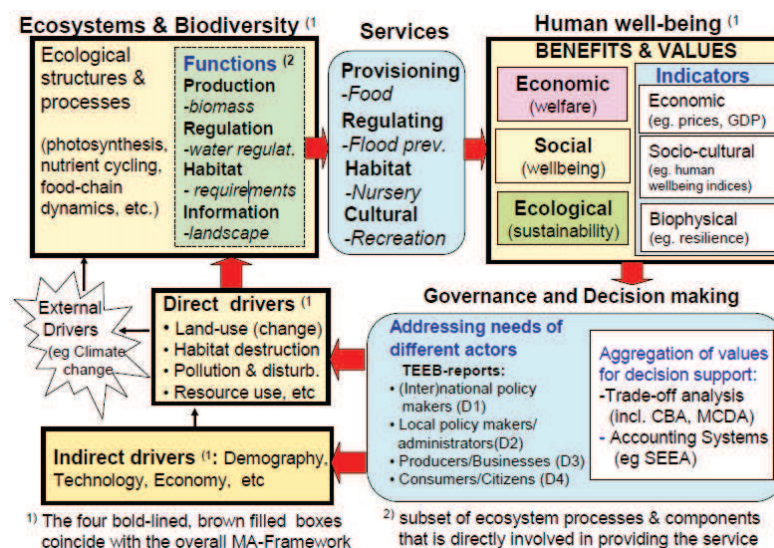


Figure 2: Cadre conceptuel liant les écosystèmes au bien-être humain (Kumar, 2010).

1.3 Perturbations

Les communautés d'invertébrés des écosystèmes pâturés constituent de bons modèles pour étudier les effets de perturbations d'origine anthropique. Il est possible d'intervenir sur la densité de bétail, le type d'animaux, la façon de conduire le troupeau et également sur les quantités et types de traitements vétérinaires prodigués au bétail (dates, type d'administration, molécules...) (Fig. 3). L'usage largement répandu des médicaments antiparasitaires dont une partie se retrouve dans les déjections des animaux traités peut contribuer au déclin des insectes coprophages. Les effets de ces médicaments vétérinaires dans l'environnement ont été étudiés de manière intensive depuis plusieurs années (Lumaret, 1986; Wall & Strong, 1987; Campbell, 1989; Lumaret et al., 1993; Crane et al., 2008) et leur usage est régulé depuis 20 ans dans l'Union Européenne (UE), avec des exigences réglementaires pour évaluer la toxicité de ces produits. Ainsi la Directive 81/852/EEC de la Commission (en date du 28 septembre 1981 et publiée dans le Journal Officiel de la Communauté Européenne le 6 novembre 1981 n° L317 p.16, amendée par la Directive 92/18/EEC de la Commission du 20 mars 1992 et publiée dans le Journal Officiel de la Communauté Européenne le 10 avril 1992 n° L97 p.1) et la Directive 93/40/EEC du Conseil du 14 juin 1993 (publiée dans le Journal Officiel de la Communauté Européenne le 24 août 1993 n° L214 p.31) imposent que, lors de l'établissement du dossier déposé par les firmes pharmaceutiques pour obtenir une autorisation de mise sur le marché (AMM) permettant de commercialiser une nouvelle molécule ou préparation, des tests écotoxicologiques soient effectués sur la faune non-cible (insectes coprophages essentiellement), avec une évaluation des risques des rejets dans

l'environnement. Le risque consiste à évaluer le lien entre le niveau d'exposition au produit et l'incidence et la sévérité d'un effet (Van Leeuwen & Hermens, 1995).

Au-delà de cette perturbation bien identifiée que sont les traitements vétérinaires, d'autres perturbations peuvent peut être intervenir. L'une d'entre elles est la perte d'habitat et sa fragmentation. Les activités humaines réduisent la taille des habitats en les morcelant en différents fragments, avec des effets drastiques sur les différentes espèces (Hanski, 2005). Klein et al. (1989) ont montré les effets néfastes de la fragmentation des habitats sur le fonctionnement des communautés d'insectes, effets qui ont été confirmés par d'autres travaux (Didham et al., 1996; Quintero & Roslin, 2005). Ainsi les bousiers dégradent moins efficacement les excréments dans les petites forêts fragmentées comparativement à une grande. Sous les climats tropicaux, les pertes d'habitats et la fragmentation ont également des effets critiques sur la structure des communautés (Davis et al., 2001; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Scheffler, 2005; Shahabuddin et al., 2005) et sur le taux de dégradation des fèces (Andresen, 2003; Larsen et al., 2005; Rosenlew & Roslin, 2008). En France, au cours des dernières décennies, l'exode rural et le développement urbain ont entraîné d'importants changements d'habitats. La réduction des espaces dévolus au pâturage extensif est une conséquence de la déprise rurale, avec une réduction des ressources trophiques pour les coprophages. Jay-Robert et al. (2008) ont montré que la production de fèces par les ongulés sauvages ne permettait pas d'assurer la conservation du pool régional d'espèces coprophages tel qu'il s'était constitué du fait de l'élevage des animaux domestiques. Le pâturage extensif en garrigue a favorisé la conservation d'une faune riche et variée de Scarabéides coprophages, en particulier les Scarabaeinae et les espèces les plus longévives (Lumaret et al., 1992; Kadiri et al., 1997).

Les recherches sur la perte de biodiversité s'intéressent habituellement aux impacts directs de l'activité humaine et négligent le plus souvent les effets de cascade sur les groupes d'espèces dépendants et sur les fonctions écologiques associées (Brook et al., 2008; Tylianakis et al., 2008). Or le déclin ou la perte d'une seule espèce-clé peut initier une cascade d'extinctions de taxons liés à cette espèce, avec des implications sur la structure de l'assemblage (Koh et al., 2004) et sa capacité fonctionnelle (Eklof & Ebenman, 2006). Les conséquences de ces impacts descendants peuvent être importantes pour les bousiers en cas de déclin des effectifs des animaux qui produisent les fèces. Des effets ont notamment été observés par Andresen et Laurance (2007) sur la structure des communautés de bousiers en réponse à la chasse intensive des mammifères. La déstructuration des communautés pourrait ainsi avoir des implications à court et long terme sur la maintenance de processus

écosystémiques clés, tels que le recyclage des nutriments et la dispersion secondaire des graines (Nichols et al., 2009). Les impacts sur les communautés de bousiers peuvent également avoir des effets ascendants sur leurs prédateurs, comme certains mammifères et reptiles (cas du Grand Rhinolophe et du Murin à oreilles échancrées dont le régime alimentaire comprend de nombreux bousiers).

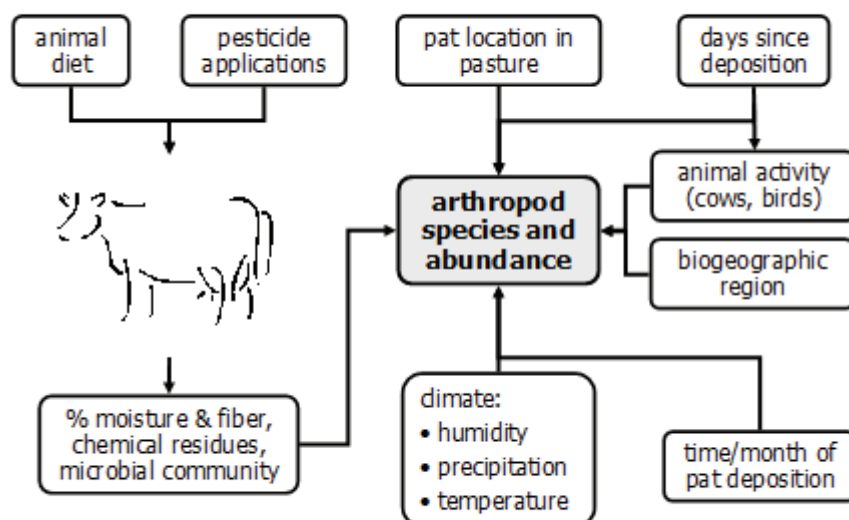


Figure 3: Facteurs biotiques et abiotiques influençant la dégradation des excréments (Floate, pers. comm.).

1.4 Objectifs de la thèse

La question centrale concerne l'impact des perturbations, en particulier d'origine anthropique, sur les communautés d'insectes coprophages et le fonctionnement des écosystèmes pâturés. Il s'agit, à l'échelle des espèces et des communautés, d'identifier les traits qui atténuent ou accentuent les réponses fonctionnelles pour appréhender les effets en cascade, ainsi que le suggéraient Nichols et al. (2009). Comment peut-on caractériser les relations entre la diversité des espèces et le fonctionnement en réponse à des perturbations ? Pour répondre à ces questions, notre problématique portera sur plusieurs points :

- Identifier les espèces réalisant l'essentiel des fonctions écologiques à un moment donné dans l'écosystème ;

-
- Caractériser les relations entre les organismes interagissant dans le cadre de la réalisation de ces fonctions ;
 - Evaluer les impacts de perturbations que l'on va induire volontairement sur la communauté et son fonctionnement.

Trois approches de terrain ont été envisagées: deux études où l'on provoque une série de perturbations graduées puis évaluer les effets sur la structure puis sur le fonctionnement ; une étude où l'on manipule les communautés avec des mésocosmes pour étudier plus finement le rôle de différentes espèces de bousiers sur les fonctions écologiques.

Le rejet de médicaments vétérinaires dans les déjections constitue une perturbation bien documentée pour certaines molécules comme l'ivermectine (Herd, 1995; Lumaret et al., 2012) et de la sorte on peut s'attendre à ce que la structure et la composition de la communauté coprophile soit modifiée, ainsi qu'incidemment son fonctionnement (Lumaret et al., 1993; Roembke et al., 2010b). Le but de notre approche est donc d'analyser les changements quantitatifs et qualitatifs induits par le traitement d'animaux sur un assemblage de coprophages et de vérifier si des fonctions écologiques sont perturbées. Après le traitement des animaux, l'ivermectine se retrouve presque en totalité non modifiée dans les déjections et la molécule conserve son activité insecticide (Lumaret et al., 2012). Notre étude constitue l'un des volets d'un programme de recherche international (Canada, Allemagne, Pays-Bas, Suisse, France) mené par le groupe DOTTS (Dung Organism Toxicity Test Standardization) pour le compte de l'Agence Fédérale de l'Environnement (UBA Projet N°: FKZ 371063412 ; Germany). Les résultats du programme doivent permettre d'affiner les protocoles et les recommandations faites dans le cadre de la préparation des dossiers d'AMM, afin d'évaluer les risques sur l'écosystème des médicaments vétérinaires retrouvés dans les excréments (Lumaret et al., 2007; Roembke et al., 2007; Schmitt et al., 2010).

Par ailleurs, il est essentiel de considérer les interactions entre les invertébrés coprophiles pour apprécier leur rôle sur les relations structure-fonction. Plusieurs études ont suggéré l'existence d'interactions telles que la facilitation ou la prédation qui influenceraient dans un sens ou dans l'autre les processus écologiques de décomposition des déjections (Wu et al., 2011). L'un des moyens d'appréhender ces interactions est de scinder ou recombinaison les vagues successives de colonisation et d'évaluer l'impact des interactions entre ces vagues sur la dégradation des excréments. Une méthode d'exclusion différenciée (perturbation artificielle) a été employée afin de modifier la structure des communautés issues de la

colonisation des déjections (communautés tronquées ou recombinaées) pour évaluer le rôle des différents acteurs dans la dégradation des déjections.

De nombreuses études (Loreau, 2000; Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005; Cardinale et al., 2006; Hector et al., 2007) ont montré l'impact positif de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes. Toutefois, le lien entre structure et fonction reste souvent complexe et difficile à évaluer, en particulier lorsque des interactions se compensent du fait d'actions antagonistes. Une étude en mésocosmes (conditions contrôlées) permet de constituer à notre convenance des assemblages d'espèces, en jouant sur la composition de l'assemblage et la densité des insectes, tout en conservant les mêmes paramètres environnementaux (pluviométrie, température...). Les différentes juxtapositions d'espèces permettent de considérer le rôle de chacune dans le fonctionnement du système excrément. En faisant varier en mésocosmes à la fois la richesse spécifique et la densité, on peut simuler l'impact d'une perturbation, comme par exemple la disparition d'une espèce ayant des traits fonctionnels particuliers, sur la dégradation des fèces.

2 Perturbations-structure : effets non-intentionnels de l'ivermectine sur la communauté coprophage

2.1 Contexte institutionnel de l'utilisation des produits vétérinaires et de leur impact sur la faune coprophage

Dans les pays de l'OCDE (Organisation de Coopération et de Développement Economique, qui compte principalement les pays de l'Union européenne (UE), le Japon et l'Amérique du Nord), le risque environnemental dû au rejet dans les pâturages de produits vétérinaires (Veterinary Medicine Product: VMP), en particulier des antiparasitaires, doit être évalué avant leur autorisation de mise sur le marché. Ce processus est basé sur des recommandations et directives publiées par le VICH (International Cooperation on Harmonization of Technical Requirements for Registration of Veterinary Medicinal Products), un programme trilatéral (UE-Japon-Etats-Unis) officiellement lancé en avril 1996 et visant à harmoniser les exigences techniques pour l'enregistrement des produits vétérinaires.

L'évaluation du risque environnemental (Environmental Risk Assessment: ERA) compte plusieurs niveaux. La phase I (VICH, 2000) concerne les conditions d'utilisation et d'exposition des organismes cibles aux molécules testées tandis que dans la phase II des tests écotoxicologiques sont exigés (VICH, 2004). Une ERA des VMPs est requise pour la faune coprophage non-cible si la molécule ou la préparation agit en tant qu'antiparasitaire pour le bétail. Dans le niveau A de la phase II, des études sont requises pour évaluer sur les bousiers et les mouches les effets non-intentionnels des antiparasitaires rejetés dans les déjections. Lorsqu'un risque est identifié, des études supplémentaires sont requises (niveau B) afin de caractériser la nature et l'étendue des effets non-intentionnels en utilisant comme bioindicateurs des organismes représentatifs de la faune coprophage. Toutefois, des recherches sont encore nécessaires pour la mise en place d'études de niveau B et au-delà puis des Directives (Guidances) devront être rédigées pour préciser les protocoles et les exigences de ces tests. A l'heure actuelle, le seul conseil fourni dans la directive de 2004 (VICH, 2004) est d'orienter la réglementation par des études appropriées. La directive révisée en 2008 sur l'évaluation des impacts environnementaux des traitements vétérinaires (EMA 2008) ne fournit pas plus d'informations sur les tests de niveaux supérieurs. Le champ des investigations reste donc encore largement ouvert.

Au cours des 25 dernières années, de nombreuses études ont déjà évalué les effets des VMPs sur les organismes coprophages, à la fois en laboratoire et sur le terrain (voir la revue de Lumaret et al., 2012). Cependant ces études ont été réalisées en utilisant des méthodologies différentes, des organismes non-cibles différents (principalement des insectes), avec un panel relativement large de molécules ou préparations testées. Une approche standard des méthodologies s'avère donc nécessaire pour les différents niveaux d'essais, tant au niveau A de la phase II que pour les niveaux supérieurs (mésocosmes ou essais en champ). Cette standardisation des protocoles et méthodes est attendue par l'Agence Européenne des Médicaments (European Medicines Agency: EMA), par les autorités nationales, l'industrie et les experts en vue de délivrer les nouvelles AMM (autorisations de mise sur le marché). Des travaux récents ont déjà permis d'aborder les essais du niveau A de la phase II (Hempel et al., 2006; Lumaret et al., 2007; Roembke et al., 2007; Roembke et al., 2009; Roembke et al., 2010a; Jochmann et al., 2011). D'autres études ont été initiées afin de préciser les protocoles à mettre en œuvre lors de la phase B afin d'évaluer les effets d'un antiparasitaire sur la structure des communautés d'invertébrés coprophages (Roembke et al., 2010b). Ces travaux sont à replacer dans la continuité d'autres travaux plus anciens sur ce même thème (Lumaret et al., 1993; Krüger & Scholtz, 1998a; Krüger & Scholtz, 1998b; Kryger et al., 2005).

Pour mieux cerner cette question et contribuer à la mise en œuvre d'un protocole qui sera proposé pour la réalisation des essais du niveau B de la phase II, l'Agence Fédérale de l'Environnement allemande (Umweltbundesamt (UBA)) a financé des recherches dans plusieurs pays d'Europe et au Canada pour réaliser des études sur le terrain en utilisant l'ivermectine comme antiparasitaire de référence. Ces recherches coordonnées s'appuient sur les recommandations proposées par Jochmann et al. (2011). Le choix de plusieurs régions géographiques repose sur le fait que le protocole doit être robuste et doit pouvoir s'ajuster à tous les pays de l'OCDE. C'est pourquoi ces études ont été conduites avec des protocoles similaires dans le sud de la France (climat méditerranéen ; le présent travail), en Suisse (climat continental), aux Pays-Bas (climat atlantique) et dans l'ouest du Canada (climat continental). A chaque fois il s'agissait de vérifier si la présence d'ivermectine dans les déjections du bétail entraînait des perturbations sur la diversité de la faune coprophile et si cela affectait la vitesse de dégradation des bouses.

Notre travail de thèse s'inscrit dans cette démarche. Dans ce chapitre nous présenterons les résultats de notre étude réalisée à Montpellier sur les effets des résidus d'ivermectine dans les bouses (IVM délivrée sous forme de pour-on au bétail) sur la structure

des communautés coprophiles. En complément de ce volet, nous évaluerons les effets sur la structure de concentrations connues d'IVM directement incorporée aux bouses (« spiked dung »). Ces expérimentations viennent en complément du protocole général suivi par les différentes équipes du projet. Notre conclusion portera sur la comparaison de nos résultats avec ceux obtenus dans les différents pays afin de dégager des recommandations plus générales sur l'usage des VMPs.

2.2 Introduction à l'utilisation des produits vétérinaires et à leur impact sur la faune coprophage

Durant les années 80, le domaine des médicaments antiparasitaires a été révolutionné par l'apparition des lactones macrocycliques ayant une action sur les ecto- et les endoparasites (d'où leur nom d'endectocides) (Campbell, 1989; Kornis, 1995). De nombreux endectocides comme l'ivermectine (IVM) ont une structure quasiment inchangée lorsqu'ils se retrouvent dans les déjections du bétail, et notamment ils conservent leurs propriétés insecticides (Sommer et al., 1992; Andrew & Halley, 1996; Alvinerie et al., 1999; Lumaret et al., 2012). L'IVM est utilisée en routine dans la mise au point des tests standardisés que les firmes pharmaceutiques vétérinaires réalisent dans le cadre de la préparation de leur dossier d'AMM de nouvelles molécules ou préparations (Roembke et al., 2007; Roembke et al., 2010a; Blanckenhorn et al., 2013a). Son profil pharmacocinétique d'excrétion dans les déjections de nombreux animaux est relativement bien connu (Sommer et al., 1992; Sommer & Steffansen, 1993; Canga et al., 2009; Fernandez et al., 2009; Krogh et al., 2009; Celestina et al., 2010; Liebig et al., 2010; Forster et al., 2011; Iglesias et al., 2011) et de nombreux travaux (principalement des expérimentations en laboratoire) ont révélé la forte toxicité de cette molécule pour une grande diversité d'invertébrés (en particulier diptères et coléoptères) (Kruger & Scholtz, 1995; Kruger & Scholtz, 1997; Errouissi et al., 2001; Taylor, 2001; Hempel et al., 2006; Lumaret et al., 2007; Roembke et al., 2010c; Forster et al., 2011; Gonzalez-Canga, 2012; Lumaret et al., 2012; Blanckenhorn et al., 2013b). En particulier, les larves des bousiers et des mouches (spécialement Sepsidae et les Sphaeroceridae) sont très sensibles à cette molécule (Madsen et al., 1990; Cook, 1991; Schaper & Liebisch, 1991; Wardhaugh et al., 1996; Boxall et al., 2002; Boxall et al., 2004). Cependant l'essentiel des travaux publiés porte sur les effets de l'IVM sur une seule espèce à la fois. Ceux qui traitent des effets sur le terrain sont beaucoup moins nombreux à considérer la faune coprophile ou coprophage dans sa globalité (Lumaret et al., 1993; Krüger & Scholtz, 1998a; Krüger & Scholtz, 1998b; Errouissi, 2003; Kryger et al., 2005; Roembke et al., 2010b).

Par ailleurs, les modes d'administration de la molécule sont nombreux, notamment en fonction des espèces traitées ce qui peut entraîner des difficultés d'homogénéisation. En parallèle à un traitement classique, pour lequel on a utilisé les bouses d'animaux traités, recueillies à différentes dates après le traitement mais sans connaître a priori les quantités d'IVM présentes, nous avons envisagé le problème d'une manière différente, en déposant sur

le terrain des bouses dont la concentration d'IVM était déterminée à l'avance. Cette approche n'est possible que parce que la molécule dont on teste les effets n'est pas métabolisée par l'animal, ce qui est le cas pour l'IVM (Sommer et al., 1992; Andrew & Halley, 1996; Alvinerie et al., 1999), ou lorsque les métabolites créés sont identifiés et peuvent être mélangés directement à la bouse à la place de la molécule mère. L'addition de quantités connues d'IVM directement dans les déjections d'animaux non traités est pratique, permettant de déterminer assez aisément les valeurs de la plus faible concentration pour laquelle un effet est observé (LOEC) et de la plus forte concentration testée à laquelle aucun effet n'est observé (NOEC) (Kruger & Scholtz, 1995; Kruger & Scholtz, 1997; Errouissi et al., 2001; Taylor, 2001; Hempel et al., 2006; Lumaret et al., 2007; Roembke et al., 2010c; Forster et al., 2011; Gonzalez-Canga, 2012; Lumaret et al., 2012; Blanckenhorn et al., 2013b). L'utilisation des déjections d'animaux traités est moins pratique car cela implique des analyses longues et coûteuses pour déterminer la concentration de l'IVM dans chaque prélèvement de bouse.

2.3 Matériel et méthodes

2.3.1 Site

Les expérimentations ont été menées de début mai 2011 à fin juin 2012 à Saint Martin de Londres (SML) (43°48'39N, 3°44'35E, altitude 250 m, Hérault, France), à 35 km au nord de Montpellier. Ce site de climat méditerranéen était pâturé pendant une partie de cette période par un troupeau de 150 génisses de race Aubrac dont les bouses permettaient la présence d'une riche communauté coprophile (Lumaret et al., 1992; Errouissi, 2003). Quatre pièges CSR (Lobo et al., 1988) ont été mis en place, appâtés (déjections d'environ 1 kg en poids frais) puis collectés en mai et septembre 2011 afin d'estimer le fond de faune en coléoptères coprophages (Tableau 1). Il s'agissait d'une garrigue à dominante herbacée à *Brachypodium retusum* et *Thymus vulgaris* avec quelques rares bouquets de chênes verts (*Quercus ilex*). Le substrat consistait en un sol argileux recouvrant une roche calcaire dure. La température moyenne au cours de l'expérience était de 14,5 °C, avec un cumul annuel des précipitations de 1125 mm (Météofrance) (Fig. 4).

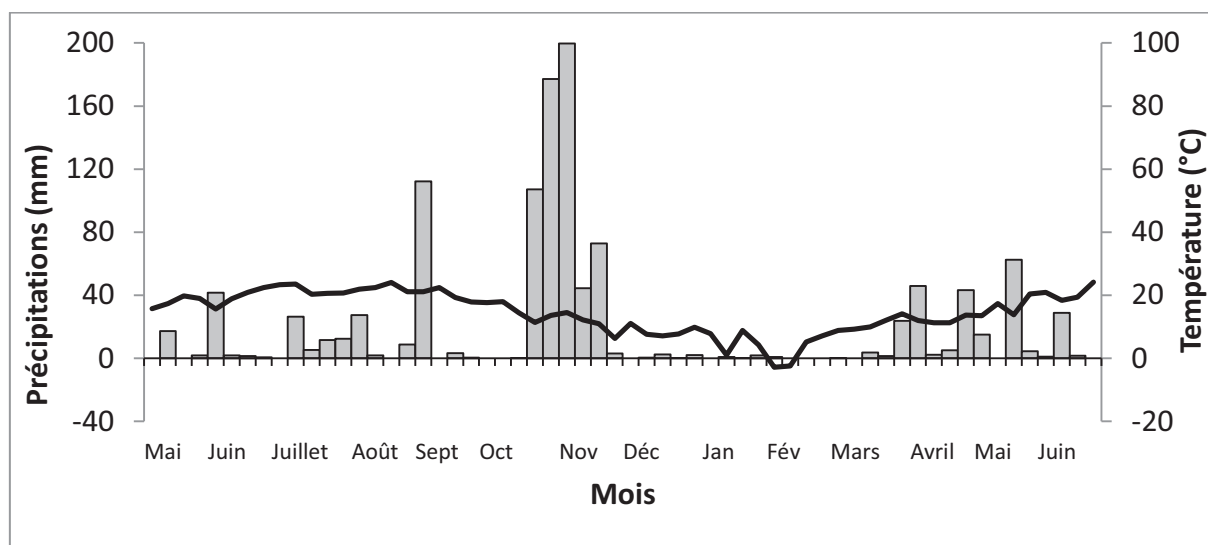


Figure 4: Conditions climatiques au cours de l'année d'expérimentation (2011-2012): variations hebdomadaires de la température (moyenne) et des précipitations.

Tableau 1: Effectifs de coléoptères coprophages capturés en 2011 sur le site d'étude (grâce à 4 pièges CSR relevés deux jours après l'appâtage).

Espèces	4 mai	8 septembre
<i>Acrossus luridus</i>	2	
<i>Agrilinus constans</i>	2	
<i>Ammoecius elevatus</i>		22
<i>Aphodius fimetarius</i>	31	
<i>Aphodius foetidus</i>	21	1
<i>Biralus satellitius</i>	7	
<i>Bodilus ictericus ghardimaouensis</i>		66
<i>Bubas bubalus</i>	8	
<i>Caccobius schreberi</i>	12	46
<i>Calamosternus granarius</i>	3	
<i>Chilo thorax distinctus</i>	3	
<i>Colobopterus erraticus</i>	25	
<i>Coprimorphus scrutator</i>		1
<i>Copris hispanus</i>	1	8
<i>Esymus merdarius</i>	1	
<i>Eudolus quadriguttatus</i>	14	
<i>Euoniticellus fulvus</i>	8	227
<i>Euonthophagus amyntas</i>	6	3
<i>Euorodalus paracoenosus</i>	42	
<i>Geotrupes puncticollis</i>		6
<i>Nialus varians</i>		1
<i>Onthophagus emarginatus</i>		12
<i>Onthophagus furcatus</i>	3	76
<i>Onthophagus joannae</i>	1	1
<i>Onthophagus lemuri</i>	3	
<i>Onthophagus maki</i>	2	
<i>Onthophagus opacicollis</i>	1	2
<i>Onthophagus taurus</i>	3	7
<i>Onthophagus vacca</i>	56	2
<i>Onthophagus verticicornis</i>	10	
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	21	3
<i>Phalacrobothus quadrimaculatus</i>	2	
<i>Plagiogonus putridus</i>	1	
<i>Scarabaeus laticollis</i>		1
<i>Sericotrupes niger</i>		1
<i>Sigorus porcus</i>		1
<i>Sisyphus schaefferi schaefferi</i>	2	10
<i>Subrinus sturmi</i>		99
<i>Trichonotulus scrofa</i>	10	
Nombre total d'individus	301	596
Nombre total d'espèces	29	22

2.3.2 Bétail

Un lot homogène de vingt-huit génisses de race Aubrac, âgées d'un an et pesant 361 ± 36 kg, ont été utilisées (traitement et collecte des bouses). Les animaux ont été séparés du reste du troupeau et maintenus dans une parcelle à l'écart des autres. A l'exception d'un complément de foin et d'eau, aucun autre apport nutritionnel ne leur a été fourni. Les génisses n'étaient ni gravides ni traitées avec un quelconque médicament au cours des 100 jours précédant leur traitement.

2.3.3 Administration de IVM au bétail

Les animaux ont tous été traités à l'IVM, l'administration se faisant selon la technique du pour-on, consistant en l'application d'une quantité définie d'une solution d'IVM déposée sur le dos de l'animal (absorption de l'IVM par voie percutanée) (Fig. 5). Chaque individu a été pesé séparément et a reçu la dose de 1 mL de solution d'Ivomec® bovin Pour-on (Merial, France) pour 10 kg poids vif, soit 500 µg IVM par kg.



Figure 5: Traitement du bétail en Pour-on.

2.3.4 Echantillonnage des déjections et expérimentation

2.3.4.1 Pour-on

Avant l'administration du traitement, environ 40 kg de bouse ont été collectés (bouse témoin sans IVM). Puis successivement à chacun des jours 3, 7, 14 et 28 après le traitement

des animaux (days post administration: DPA) environ 40 kg de bouse ont été à nouveau prélevés. Les prélèvements avaient lieu le matin de bonne heure afin de disposer de bouses fraîches de la nuit, n'ayant pas encore attiré d'insectes coprophages. Les bouses collectées, provenant de différents individus, ont été mélangées minutieusement afin d'homogénéiser l'ensemble, puis la matière fécale a été conditionnée en sacs plastiques étanches identifiés et conservée au congélateur à -20°C . 24 heures avant son utilisation, la bouse a été décongelée.

Plusieurs sous-échantillons (entre 5 et 10) d'environ 50 g chacun ont été préparés en vue d'effectuer diverses analyses (teneur en eau, teneur en cendres, concentration d'IVM en fonction des jours de prélèvement). La teneur en eau était comprise entre 82 à 85 % du poids frais des excréments (83,1 % en moyenne) (séchage en étuve ventilée pendant 24 h à 100°C). Après pyrolyse pendant 12 h à 500°C , on a mesuré la teneur en cendres des échantillons. Cette matière minérale représentait de 11 à 15 % du poids sec de l'excrément (12,7 % en moyenne). Au total, 5 différentes modalités (traitements) ont été suivies. Les résidus d'IVM dans la bouse fraîche ont été mesurés, de même que la concentration résiduelle d'IVM au cours du temps (suivi de la dégradation des déjections sur le terrain) ; les analyses ont porté aussi sur l'IVM résiduel dans le sol sous-jacent (sous les bouses, après leur dépôt sur le terrain).

2.3.4.2 Spiked

Les bouses ont été collectées la veille du traitement du bétail à l'ivermectine. Cent soixante-dix kg de bouses très fraîches ont été collectées dans le parc où étaient rassemblés les animaux, ramenées au laboratoire puis brassées ensemble pour disposer d'une matière homogène. L'ensemble a été ensuite subdivisé en 5 lots comparables correspondant à la quantité nécessaire pour préparer un lot témoin, un lot témoin solvant, et trois lots contenant de l'IVM aux concentrations C1, C2 et C3. Après préparation, les différents lots de bouse ont été conditionnés dans des sacs plastiques étanches référencés, puis congelés à -18°C . La décongélation des bouses a été effectuée juste avant leur emploi (dépôt sur le terrain).

Plusieurs sous-échantillons (entre 5 et 10), d'environ 50 g chacun, ont été constitués au moment de l'utilisation des bouses, afin de mesurer leur humidité, leur teneur en cendres et la quantité initiale d'IVM contenue dans les bouses au moment de leur dépôt (tests de contrôle). Selon les échantillons, la teneur en eau des bouses représentait entre 81 à 83 % du poids frais (81,9 % en moyenne) (séchage à l'étuve ventilée pendant 24 heures à la température de 100°C). La teneur en cendres (fraction minérale) était de 11 à 15 % du poids

sec des échantillons (12,6 % en moyenne) (pyrolyse pendant 12 h à 500 °C). La concentration d'IVM dans les bouses au moment de leur dépôt a été vérifiée (analyses chimiques selon le protocole décrit ci-dessous ; voir paragraphe 2.3.6). Plus tard, au fur et à mesure que les bouses ont été récupérées sur le terrain, une partie d'entre elles ont servi pour mesurer la concentration résiduelle d'IVM (bouses proprement dites et sol sous-jacent).

2.3.5 Injection de l'IVM dans les fèces

En nous appuyant sur les valeurs de la littérature, trois concentrations d'IVM ont été retenues : C1 (19 µg IVM.kg⁻¹ de bouse, poids frais), C2 (190 µg IVM.kg⁻¹ de bouse, poids frais) et C3 (380 µg IVM.kg⁻¹ de bouse, poids frais). La concentration C2 correspond aux valeurs moyennes du pic d'élimination de l'IVM dans les bouses après traitement des animaux (Herd, 1995; Lumaret et al., 2007). C1 est une valeur qui correspond au dixième de la concentration C2 ; C3 correspond au double de C2. Du fait de la faible solubilité dans l'eau de l'IVM, une solution mère a été préparée en diluant l'IVM dans de l'acétone. Un volume connu de la solution d'IVM a été ensuite soigneusement mélangée à une quantité connue de bouse qui a été ensuite disposée sous une hotte aspirante jusqu'à l'évaporation complète du solvant. Un « contrôle acétone » (témoin solvant) a été réalisé en mélangeant une quantité équivalente de bouse au même volume d'acétone que précédemment. Enfin, de la bouse contenant ni solvant ni IVM a été utilisée comme témoin.

2.3.6 Procédure analytique de détermination de l'IVM dans les déjections du bétail et le sol sous-jacent

Les échantillons de matière fécale ont été prélevés avant séchage à l'étuve pour chaque traitement après leur homogénéisation par broyage. Lors de la collecte des déjections ayant séjourné sur le terrain pendant respectivement 6, 9 et 13 mois après leur dépôt, des échantillons de sol ont été prélevés (5 cm de diamètre et 5 cm de profondeur) sous les déjections résiduelles afin d'analyser la concentration en ivermectine. L'ensemble de ces échantillons a été conservé à -20°C avant d'être expédié en Allemagne pour analyse (Université de Giessen, analyses effectuées par Manuel Wohde).

Des solutions standard de doramectine et d'IVM ont été préparées pour l'étalonnage des concentrations. La procédure d'extraction de ces molécules à partir des échantillons de bouse s'est appuyée sur une méthode adaptée et optimisée décrite par Litskas et al. (2010). Les analyses ont été faites selon le protocole de Berendsen et al. (2007). Après 48 h, la

détermination de l'IVM a été faite par chromatographie en phase liquide à haute performance utilisant la détection par fluorimétrie des dérivés (HPLC-FLD: High Performance Liquid Chromatography with Postcolumn Fluorescence Derivatization). Les valeurs de la limite de détection (LOD) et de la limite de quantification ont été déterminées avec une méthode de calibration basée sur la norme allemande DIN 32645(2008).

2.3.7 Expérimentation sur le terrain

2.3.7.1 Pour-on

Après décongélation de toutes les bouses prélevées aux jours 0 (témoin), 3, 7, 14 et 28 après le traitement des animaux, celles-ci ont été déposées simultanément sur le terrain (bouses calibrées) afin d'évaluer les effets de l'IVM sur la diversité de la faune coprophile (utilisation de pièges d'émergence).

Au cours des semaines précédentes, cent pots en plastique (capacité de 7 litres ; 25 cm de haut, 15 cm de diamètre) avaient été préalablement enterrés dans le sol (leur rebord affleurant la surface) et remplis avec le sol excavé (substrat tamisé et homogénéisé). Les pots étaient disposés en ligne, distants les uns des autres d'au moins 2 mètres. Ils ont été installés le long de la clôture délimitant la parcelle, à un mètre à l'extérieur de celle-ci de manière à éviter leur piétinement par le bétail (Fig. 6). A la surface du substrat de chaque pot, environ 800 g de bouse (poids frais) ont été déposés le 4 mai 2011 de manière à simuler le dépôt d'une bouse fraîche (6 cm de haut et 15 cm de diamètre). Ces dépôts ont été laissés libres d'être colonisés par les insectes pendant une, deux ou trois semaines, puis un dispositif de piège à émergence a été installé au-dessus de chaque bouse et du pot sous-jacent, de manière à collecter tous les insectes qui se seraient développés dans la bouse (Fig. 7). Dix répliquats par modalité de traitement (bouses des jours 0 (témoin), 3, 7, 14 et 28) ont été mis en place après la première semaine de colonisation, tandis que 5 nouveaux répliquats ont été prévus pour suivre les effets de deux et trois semaines de colonisation des bouses. Après la mise en place du dispositif, les pièges à émergence ont été visités de manière hebdomadaire entre mai et septembre 2011 de manière à suivre les émergences. A la fin de cette période, les pots ont été retirés du sol et leur contenu (terre sous les bouses déposées) tamisé au laboratoire pour collecter les invertébrés qui n'auraient pas encore émergé du sol.



Figure 6: Dispositif sur le terrain de la ligne de pièges à émergence.

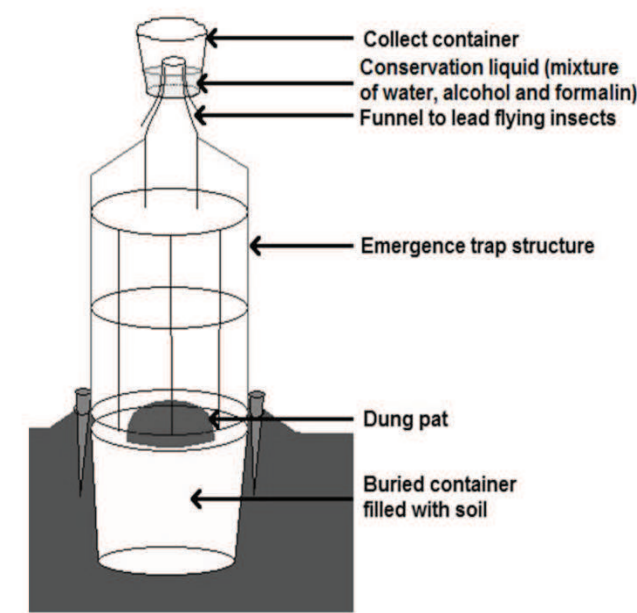


Figure 7: Piège à émergence pour collecter les insectes s'étant développés dans les bouses et le sol sous-jacent.

Tous les invertébrés récoltés ont été conservés à l'alcool éthylique (95%) avant leur identification. Les Scarabéides ont été déterminées à l'espèce sous loupe binoculaire en utilisant les ouvrages de Dellacasa (1988; 1995) et Baraud (1992). Les staphylyns ont été identifiés jusqu'au genre par M. Tronquet (Tronquet, 2001) et séparés ensuite en deux classes de taille. Les diptères ont été triés avec une détermination au niveau de la famille par W.U. Blanckenhorn (Suisse). Les hyménoptères ont été déterminés par G. Delvare (CIRAD, Montpellier).

2.3.7.1 Spiked

Comme lors de l'expérience du traitement en Pour-on, le 4 mai 2011 60 bouses ont été déposées sur le terrain (dépôts standardisés de 800 g de bouse (poids frais ; 6 cm de haut et 15 cm de diamètre). Respectivement vingt et dix répliquats ont été réalisés : vingt bouses témoins et dix bouses pour chacun des autres traitements (témoin acétone, C1, C2, C3). Des cages d'émergences ont été installées une semaine après les dépôts pour la moitié des traitements et deux semaines après pour l'autre moitié. Une collecte hebdomadaire des insectes a été effectuée entre mai et septembre 2011 de manière à suivre leur émergence.

Tous les invertébrés s'étant développés dans les bouses et ayant été interceptés dans les cages d'émergence ont été conservés à l'alcool éthylique (95%) avant identification. Les scarabéides ont été déterminés au niveau de l'espèce en utilisant les travaux de Baraud (1992) et Dellacasa (1988; 1995). Après détermination (niveau de la famille), les staphylinins ont été séparés en deux classes de taille. Les diptères ont été triés selon leur appartenance au groupe des brachycères ou des nématocères.

2.3.8 Analyses statistiques

2.3.8.1 Résidus d'IVM

Une transformation logarithmique (logarithme népérien: LN) a été appliquée aux concentrations en ivermectine. Pour évaluer la dégradation de l'IVM dans les bouses au cours du temps en fonction de la teneur initiale dans les bouses après le traitement des animaux, une Analyse de variance (ANOVA) à 2 facteurs a été réalisée sur les concentrations d'IVM en fonction de la date de prélèvement des bouses laissées sur le terrain et de la concentration initiale dans les bouses au moment de leur collecte après le traitement du bétail (DPA).

2.3.8.2 Pour-on et spiked

En raison de la non-normalité des données et de la taille restreinte des échantillons (<15 individus), des tests non-paramétriques ont été utilisés. Pour évaluer l'effet de l'IVM sur la diversité de la communauté coprophile, une analyse de Kruskal-Wallis a été effectuée (KW) (échantillons non normaux), suivie par des tests de comparaison non-paramétriques de Mann-Whitney (MW) sur les abondances et la richesse taxonomique en fonction des différents traitements.

Par ailleurs, pour évaluer l'effet de la durée de colonisation sur les émergences, les individus collectés ont été séparés en bousiers, mouches et staphylins. Pour chaque groupe, une analyse de Kruskal-Wallis (KW) a été effectuée sur les effectifs en fonction de la durée de colonisation. Lorsqu'un effet significatif a été mis en évidence, des comparaisons multiples non paramétriques ont été réalisées avec un test de Mann-Whitney (MW).

2.4 Résultats

2.4.1 Pour-on

2.4.1.1 Résidus d'IVM

Après traitement (Pour-on) des animaux, les plus fortes concentrations en IVM dans les bouses fraîches ont été obtenues à J+3 (3 DPA) (2,845 mg IVM.kg⁻¹, en poids sec), avec une concentration encore élevée à 7 DPA (2,480 mg IVM.kg⁻¹ en poids sec). Après 14 jours, la concentration chute pour atteindre une valeur 4 fois moins importante que précédemment (0,692 mg IVM.kg⁻¹ en poids sec). A 28 jours post-traitement, l'IVM dans les bouses était encore détectable (0,049 mg IVM.kg⁻¹, en poids sec). Le profil d'excrétion de l'IVM en fonction du temps correspond à une régression de type exponentielle ($R^2 = 0,98$) (Fig. 8).

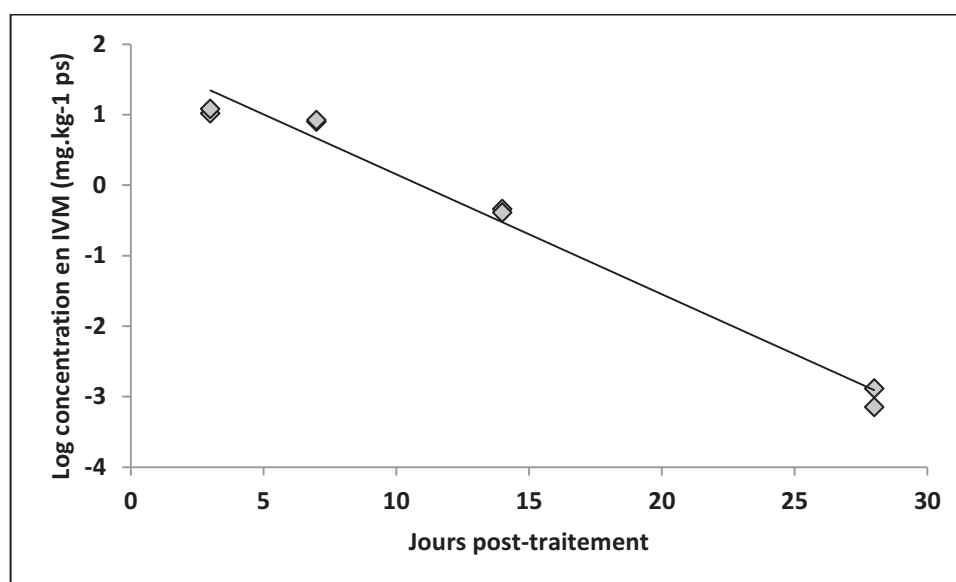


Figure 8: Profil d'excrétion de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps après le traitement des animaux. Pour chaque traitement, deux mesures de la concentration en IVM dans les excréments ont été réalisées. La concentration en IVM décroît suivant une régression linéaire significative ($R^2 = 0,98$; $p = 2,26E-06$).

Le profil d'élimination de l'IVM dans les bouses déposées sur le terrain est également de tendance exponentielle pour l'ensemble des traitements (Fig. 9, 10). Dans un premier temps on observe une diminution rapide de la concentration pour les bouses ayant les plus fortes teneurs initiales d'IVM (3 et 7 DPA), avec une demi-vie (DT_{50}) estimée à 2 - 3 mois suivie d'une lente diminution asymptotique. Pour tous les traitements à l'exception du 28 DPA (bouses collectées 28 jours après le traitement des animaux), l'IVM était encore détectable jusqu'à 13 mois après le dépôt des bouses sur le terrain. Une ANOVA à 2 facteurs montre les effets significatifs du temps de séjour sur le terrain, du traitement (concentration initiale d'IVM) et de leur interaction sur la concentration d'IVM détectée dans les bouses, indiquant des diminutions de l'IVM non parallèles entre les différents traitements (Tableau 2).

Tableau 2 : Résultats de l'ANOVA à 2 facteurs sur la concentration en IVM des bouses en fonction du traitement (3, 7, 14 et 28 DPA) et du temps (0, 1, 2, 6, 9 et 13 mois).

Source	Somme des carrés	DDL	Carré moyen	F	Pr(> t)
Traitement	21,43	3	7,14	156,6	<0,001
Temps	8,63	5	1,73	37,87	<0,001
Interaction	7,57	15	0,50	11,07	<0,001
Résidu	4,97	109	0,05		
Total	44,44	132			

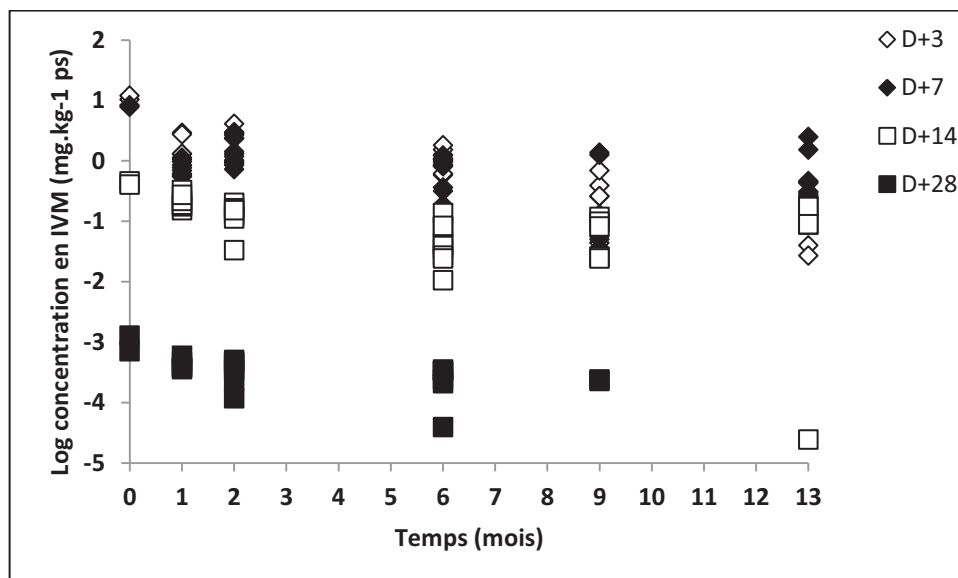


Figure 9: Disparition de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps (toutes les mesures). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 5 dates différentes pour chaque traitement.

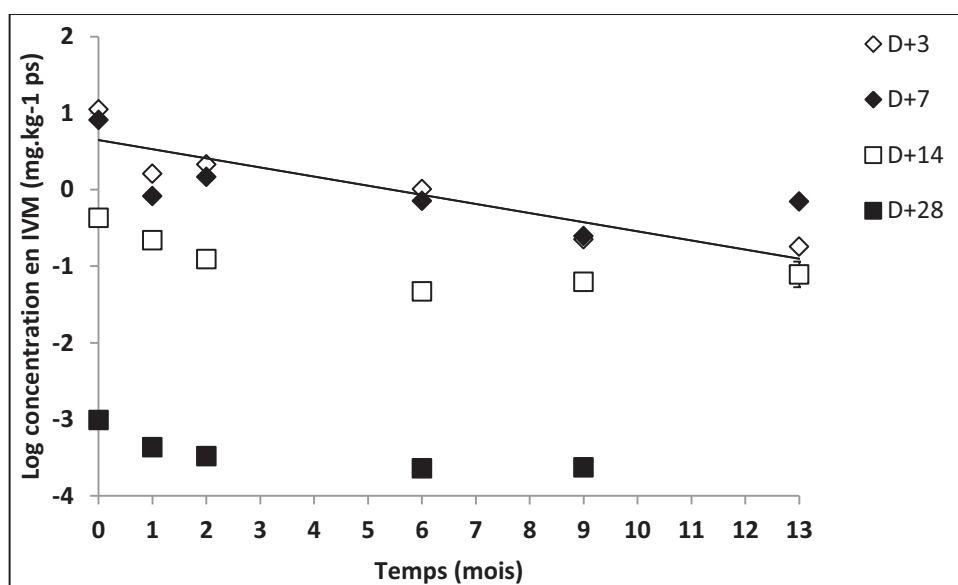


Figure 10: Disparition de l'IVM (LN transformée) dans les bouses au cours du temps (valeurs moyennes). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 5 dates différentes pour chaque traitement. La courbe correspond à la régression linéaire réalisée pour le traitement 3 DPA ($R^2 = 0,84$; $p = 0,010$).

L'analyse des résidus dans le sol sous les bouses déposées sur le terrain montre que des quantités détectables, même faibles, peuvent encore se retrouver dans le sol au-delà d'un an (Fig. 11).

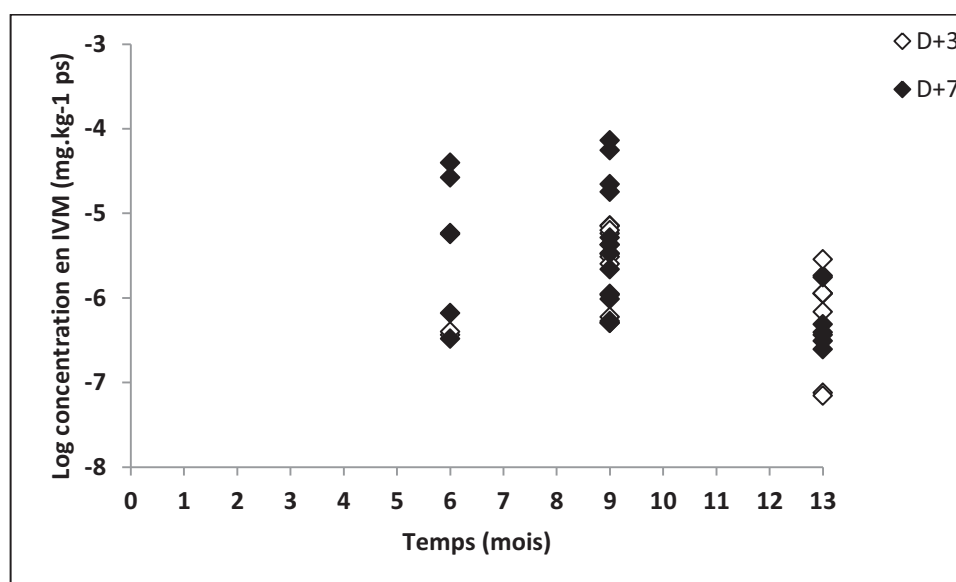


Figure 11: Disparition en fonction du temps de l'IVM (LN transformée) dans le sol sous les bouses (toutes les mesures). La concentration d'IVM est en ordonnée et les mois passés sur le terrain en abscisse (entre mai 2011 et juin 2012). Les échantillons ont été collectés à 3 dates différentes (6, 9 et 13 mois après le dépôt sur le terrain) pour les 2 traitements correspondant aux concentrations initiales les plus élevées (D+3 et D+7 post-traitement).

2.4.1.2 Structure : Effets sur les bousiers

A partir des bouses laissées libres d'être colonisées par les insectes pendant une seule semaine, 52 individus issus de pontes ont émergé au total. Les résultats des deux et trois semaines de colonisation ne sont pas présentés en raison du très faible nombre d'émergences. Les individus se répartissent en deux familles, celle des Aphodiidae (*Aphodius fimetarius* (L.), *Otophorus haemorrhoidalis* (L.), *Emadus quadriguttatus* (Herbst)) et celle des Scarabaeidae (*Caccobius schreberi* (L.), *Onthophagus vacca* (L.)). Bien qu'aucun effet significatif du traitement n'a été mis en évidence statistiquement (KW: $H=5,78$; $p = 0,105$), on a observé cependant que le nombre d'émergences était plus faible dans les bouses collectées à 3 DPA que dans les bouses témoins et dans celles collectées à 28 DPA (MW: $p = 0,040$; $p = 0,022$, respectivement) (Fig. 12). Plus d'individus ont émergé des bouses témoins en comparaison avec tous les autres traitements.

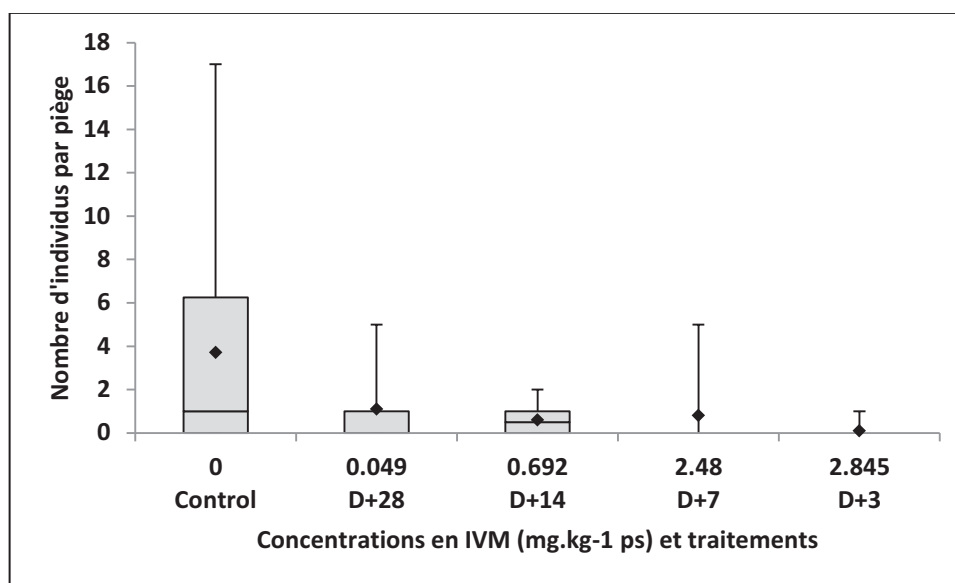


Figure 12: Nombre de bousiers émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg.kg⁻¹ de poids sec.

2.4.1.3 Structure : Effets sur les diptères

Selon les échantillons, les bouses ont été laissées libres d'être colonisées par les diptères sur le terrain pendant 1, 2 ou 3 semaines, avant l'installation des cages d'émergence et le recueil des individus issus des pontes.

Dans le cas d'une colonisation pendant une seule semaine, 3682 individus ont été recueillis au total dans 50 cages d'émergence (correspondant à 5 traitements * 10 réplicats, soit 50 bouses déposées), répartis en 6 familles de Nématocères (1741 individus) et 12 de Brachycères (1941 individus). La présence d'IVM dans les bouses a eu un effet significatif sur l'émergence des brachycères (KW: $H = 11,11$; $p = 0,025$). Significativement plus d'individus ont été collectés dans les bouses témoins (pas d'IVM) en comparaison avec les émergences obtenues à 3, 7 et 14 DPA (MW: $p = 0,038$; $p = 0,005$; $p = 0,011$, respectivement) (Fig. 13).

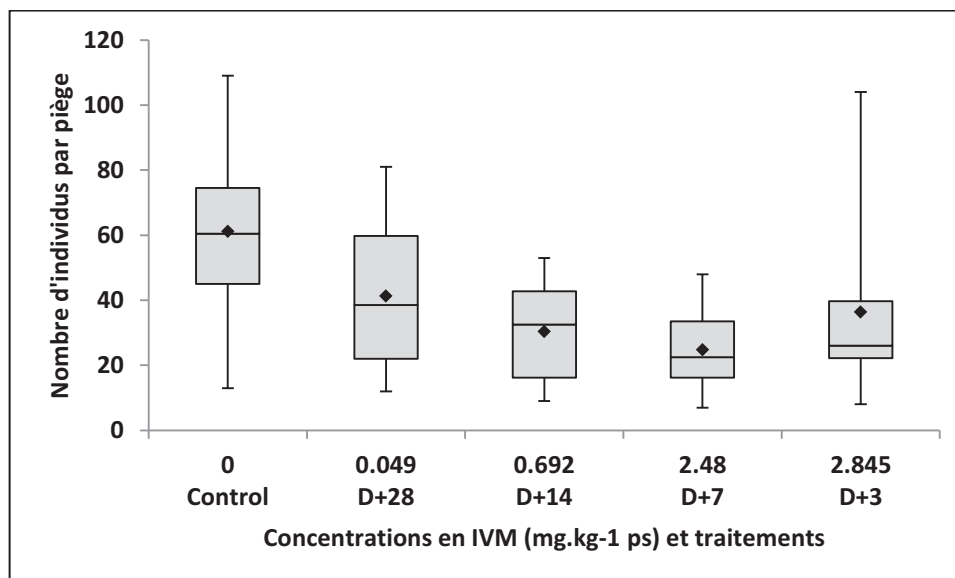


Figure 13: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ bouse, en poids sec.

Une colonisation des bouses pendant deux semaines a permis de recueillir 1549 diptères au total à partir de 25 cages d'émergence (5 traitements * 5 réplicats, soit 25 bouses déposées) : 886 brachycères et 663 nématocères. Là aussi l'effet du traitement s'est révélé significatif (KW: $H = 9,757$; $p = 0,045$), avec plus d'émergences de brachycères dans les témoins par rapport à tous les autres traitements à l'exception de 14 DPA (MW: $p = 0,036$; $p = 0,012$; $p = 0,036$ pour 3 DPA, 7 DPA et 28 DPA, respectivement) (Fig. 14).

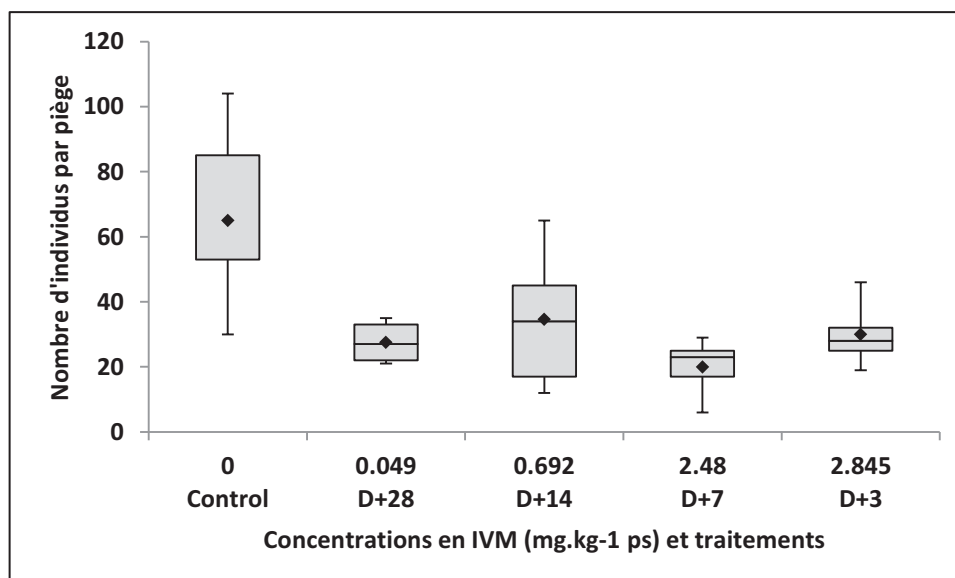


Figure 14: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ bouse, en poids sec.

Lorsque les bouses ont été libres d'être colonisées pendant trois semaines consécutives avant d'installer le dispositif d'éclosion, au total 382 diptères (274 brachycères et 108 nématocères) ont été recueillis à partir des pontes dans 25 bouses (5 traitements * 5 réplicats, soit 25 bouses déposées). Bien que plus d'individus aient émergé des bouses témoins, aucun effet significatif lié à la présence d'IVM n'a été mis en évidence (Fig. 15).

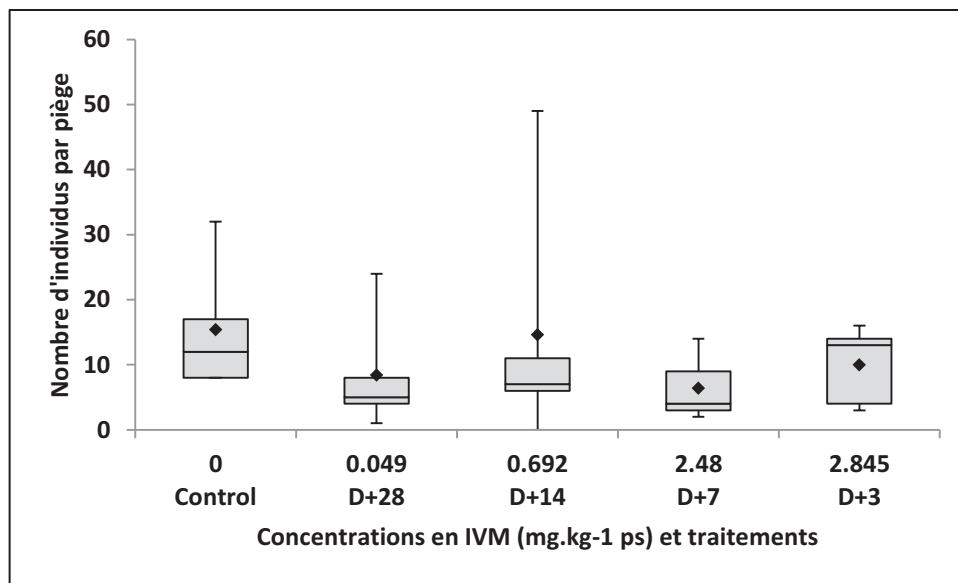


Figure 15: Nombre de diptères brachycères émergeant de chaque bouse en fonction du traitement (jours-post-traitement et concentrations correspondantes d'IVM) pour trois semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ bouse, en poids sec.

Une analyse fine des émergences de diptères issues des dépôts libres d'être colonisés pendant une seule semaine montre que les Sepsidae n'ont été obtenus qu'à partir des bouses témoins ne contenant pas d'IVM (KW: $H = 19,06$; $p < 0,001$) (Fig. 16a). Les émergences de Sphaerocérider ont également été significativement affectées par les traitements (KW: $H = 18,47$; $p < 0,001$), avec significativement plus d'individus (2 à 3 fois plus) dans les témoins par rapport aux bouses prélevées 3, 7 et 14 jours après le traitement des animaux (MW: $p < 0,001$; $p < 0,001$; $p = 0,025$ pour 3 DPA, 7 DPA et 14 DPA, respectivement) (Fig. 16b).

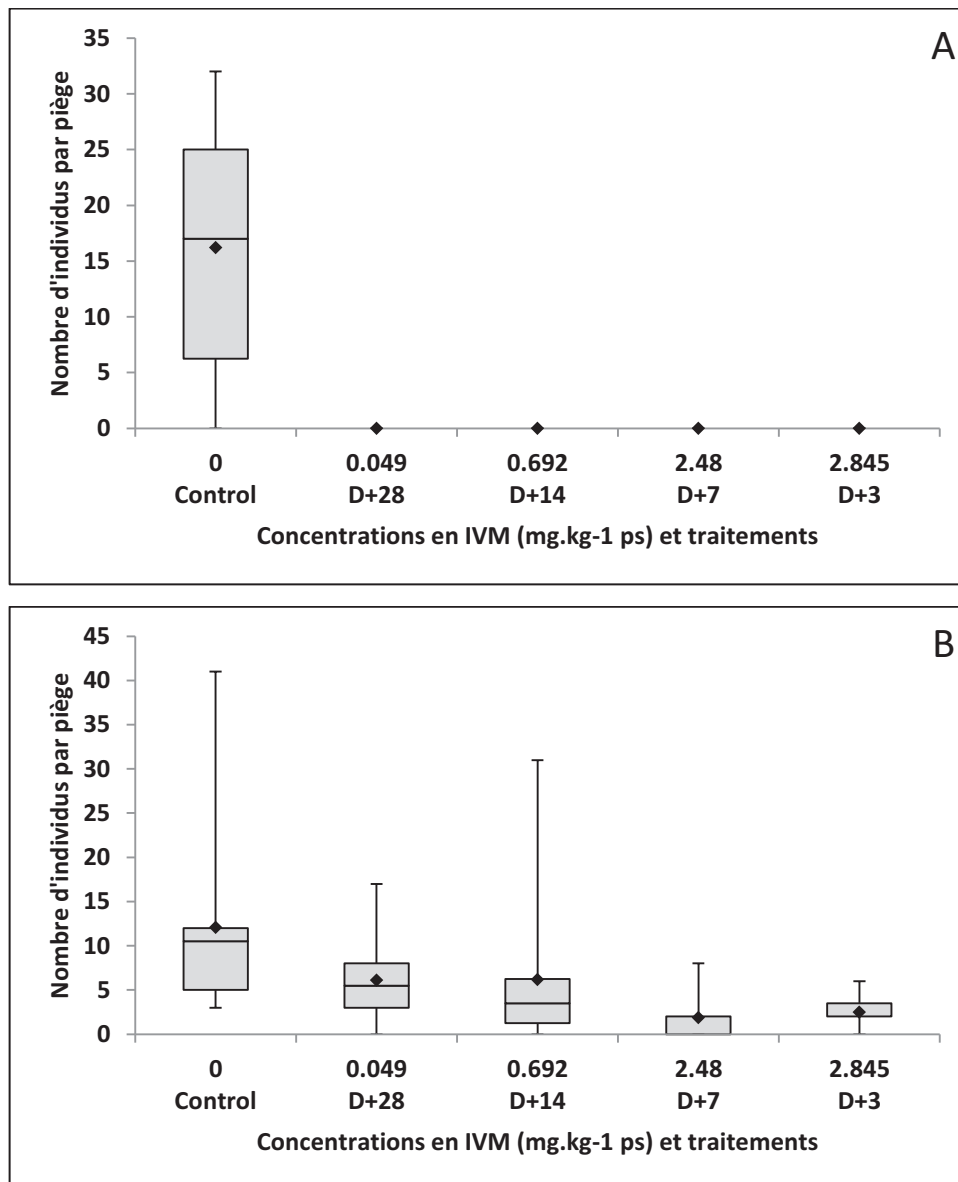


Figure 16: Nombre de diptères a) Sepsidae et b) Sphaeroceridae issus des cages d'émergence installées sur les bouses libres d'être colonisées pendant une semaine. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de poids sec.

Le nombre de familles de diptères a été également significativement affecté par la présence d'IVM dans les bouses (KW: $H = 13,83$; $p = 0,006$) (Fig. 17a). Si chez les nématocères le nombre de familles n'a pas varié par rapport au témoin, par contre celui des brachycères a diminué en présence d'IVM (MW: $p = 0,009$; $p < 0,001$; $p < 0,001$; $p = 0,006$ pour 3 DPA, 7 DPA, 14 DPA et 28 DPA, respectivement) (Fig. 17b). L'indice de diversité de Shannon-Weaver, calculé sur les familles de brachycères, met en évidence l'effet de l'IVM, en particulier pour les dépôts des jours 3 et 7 DPA (Fig. 18).

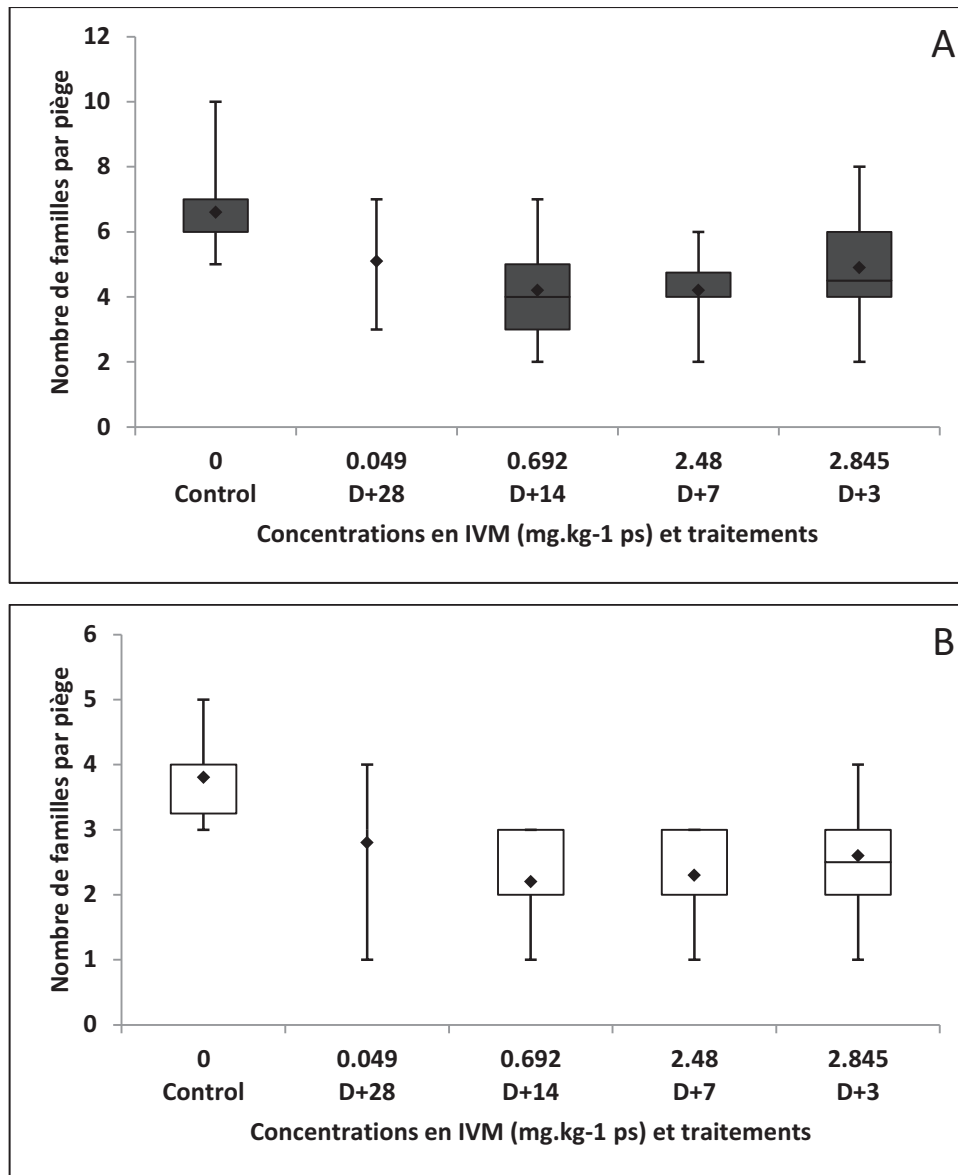


Figure 17: Nombre total de familles de a) diptères (brachycères + nématocères) et de b) brachycères seuls recueillis dans les cages d'émergence disposées au-dessus des bouses (témoins et contenant de l'IVM) librement colonisées pendant une semaine. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec). Seules les familles avec plus d'un individu ont été prises en compte.

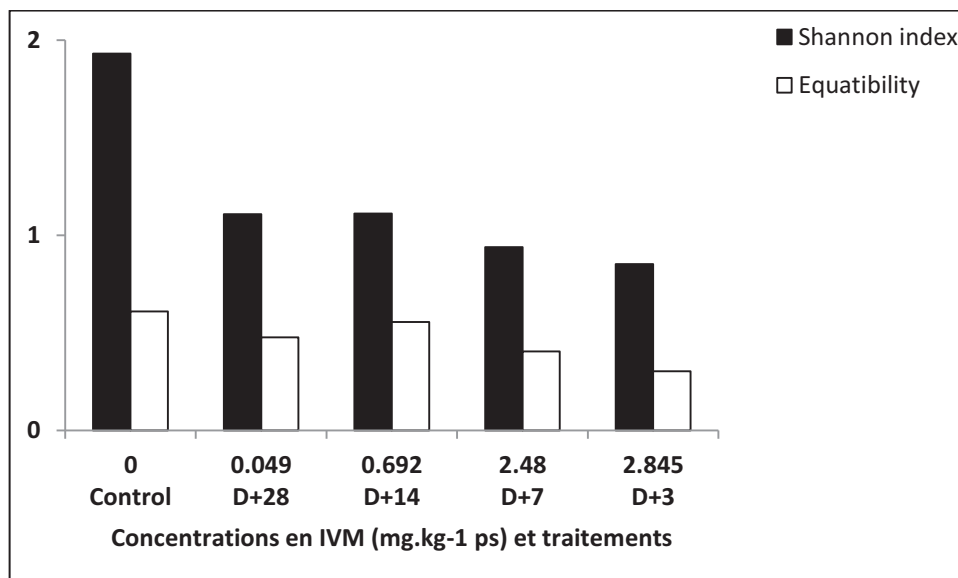


Figure 18: Indice de Shannon-Weaver et Equitabilité calculés sur le nombre et la distribution des représentants des familles de Brachycères issus des bouses (témoins et traitements) laissées libres d'être colonisées pendant une semaine sur le terrain. La teneur des bouses en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

2.4.1.4 Structure : effets sur les Staphylins

Les staphylins ont été identifiés jusqu'au niveau de l'espèce pour les deux premiers réplicats de chaque traitement (10 bouses) et dénombrés pour l'ensemble des déjections. Les individus ont été séparés en deux classes de taille. Parmi les plus petites espèces, la plupart correspondent à des parasites de diptères tandis que les plus grosses étaient essentiellement des prédateurs opportunistes. Très peu de gros staphylins ont été recueillis dans les cages d'émergence, répartis en sept genres dont quatre (*Ontholestes* (Ganglbauer), *Oxypoda* (Mannh), *Philonthus* (Stephens) et *Xantholinus* (Dejean)) correspondent à des espèces attirées (5 espèces) par les déjections animales. Les plus petits staphylins étaient représentés par 14 espèces réparties en 9 genres, parmi lesquelles 11 espèces (appartenant aux genres *Acrotona* (Thomson), *Anotylus* (Thomson), *Atheta* (Thomson), *Monotoma* (Herbst), *Tinotus* (Sharp) et *Trichiusa* (Casey)) sont connues pour appartenir aux communautés coprophiles.

Les bouses laissées libres d'être colonisées pendant une semaine ont permis de collecter au total 188 staphylins dans les 50 cages d'émergence mises en place (5 traitements * 10 réplicats, soit 50 bouses déposées). Bien qu'un nombre plus important d'individus ait été obtenu à partir des bouses ne contenant pas d'IVM (témoins), l'effet global du traitement ne s'est pas révélé significatif (KW: H = 4,631 ; p = 0,315). Cependant les bouses correspondant

à celles prélevées à J+3 post-traitement ont fourni significativement moins de staphylins que les bouses témoins (MW: $p = 0,047$) (Fig. 19).

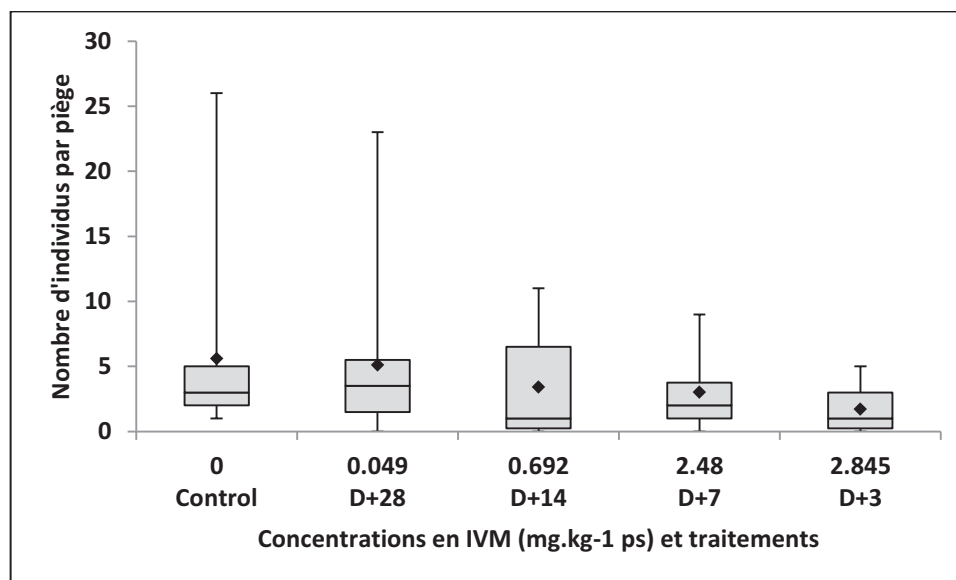


Figure 19: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (en poids sec).

A partir des bouses (25 bouses) colonisées librement pendant deux semaines, on a obtenu au total l'émergence de 150 staphylins (5 traitements * 5 réplicats, soit 25 bouses déposées simultanément). La présence d'IVM a significativement affecté le nombre d'émergences (KW: $H = 13,76$; $p = 0,007$). Plus d'individus ont été obtenus à partir des bouses témoins en comparaison avec les bouses recueillies 7 et 14 jours post-traitement (DPA) (MW: $p = 0,012$; $p = 0,011$ pour 7 DPA et 14 DPA, respectivement) (Fig. 20).

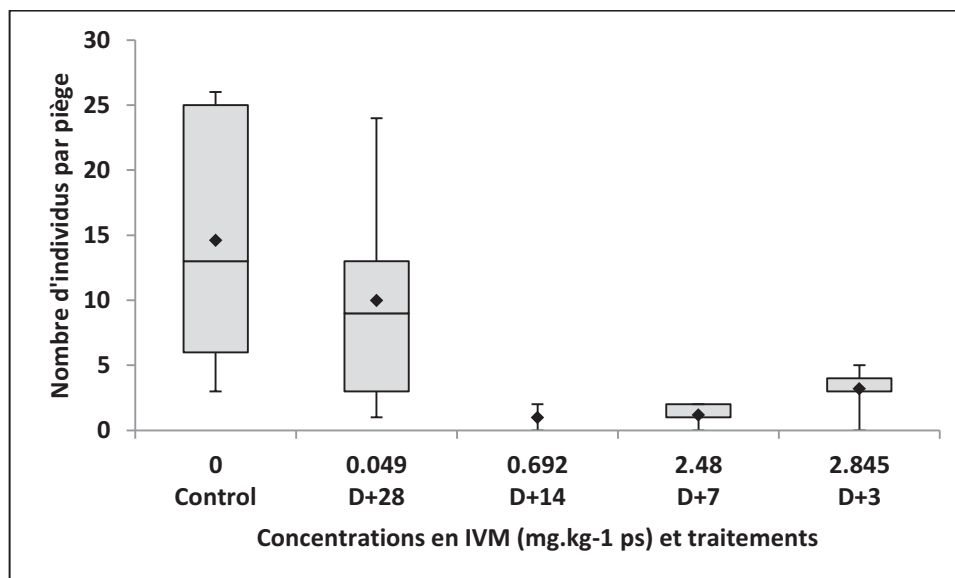


Figure 20: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (en poids sec).

Dans le cas de trois semaines de colonisation libre avant l'installation des cages, seulement 43 staphylins ont été obtenus au total à partir de 25 bouses déposées (5 traitements * 5 réplicats, soit 25 bouses). Aucun effet significatif des traitements n'a pu être mis en évidence malgré une tendance à ce que plus d'individus émergent à partir des bouses témoins (KW: $H = 2,461$; $p = 0,526$) (Fig. 21).

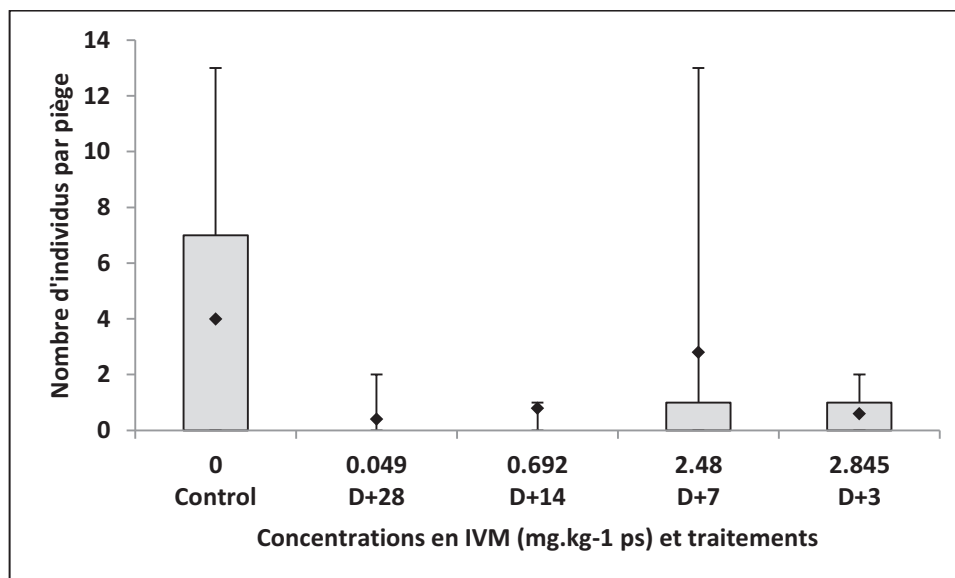


Figure 21: Nombre de staphylins obtenus à partir des bouses contenant une quantité connue d'IVM pour trois semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (en poids sec).

2.4.1.5 Structure : effets sur les Hyménoptères parasitoïdes

Pour les hyménoptères, seuls les résultats provenant d'une semaine de colonisation ont été exploités. Après une colonisation libre des bouses pendant la première semaine, on a obtenu l'émergence de micro-hyménoptères répartis en 18 familles (deux réplicats de chaque traitement, soit 10 bouses). Les Pteromalidae (parasitoïdes des diptères) étaient particulièrement bien représentés, avec deux genres très intéressants : genre *Pachycrepoideus* (sous-famille Pteromalinae) et genre *Spalangia* (Spalangiinae). Nous avons privilégié le genre *Spalangia* car certaines espèces qui lui sont rattachées sont utilisées en lutte biologique. Au total, à partir de 50 bouses, on a recueilli 74 individus appartenant au genre *Spalangia* (5 traitements * 10 réplicats, soit 50 bouses déposées simultanément), montrant un effet significatif du traitement (KW: H = 10,73 ; p = 0,019). Plus d'individus ont significativement émergé des bouses témoins en comparaison avec les émergences issues des autres bouses, en particulier les bouses D+7 post-traitement (MW: p = 0,004) (Fig. 22).

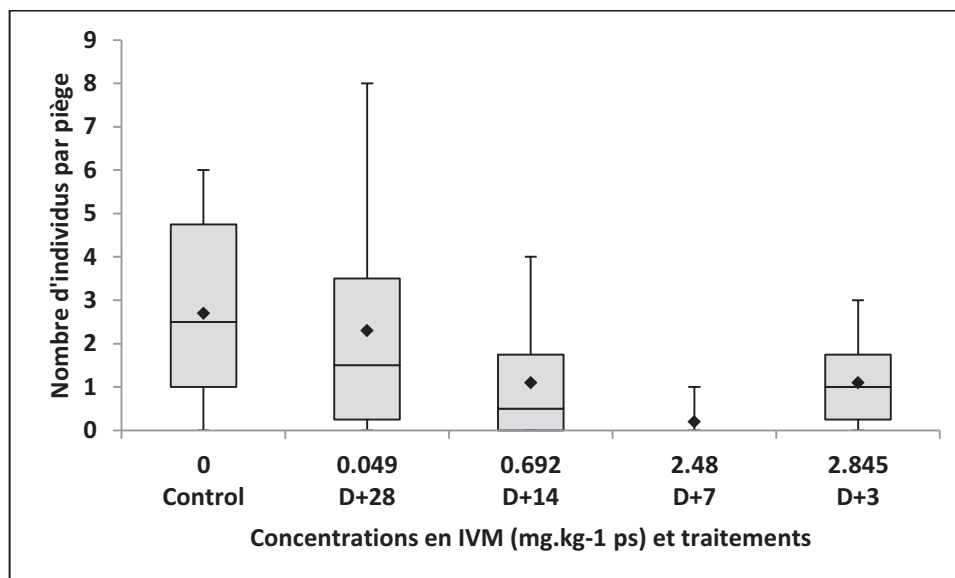


Figure 22: Nombre d'individus du genre *Spalangia* issus des bouses témoins (control) et des bouses contenant de l'IVM laissées libres d'être colonisées durant la première semaine suivant leur dépôt sur le terrain. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

2.4.2 Spiked

2.4.2.1 Résidus d'IVM

Malgré les importantes quantités de bouse qu'il a fallu manipuler et brasser, avec une teneur en eau de 82%, il apparaît que le brassage a été fait correctement (homogénéité de la pâte) car pour chaque modalité C1, C2 et C3 les mesures ultérieures de concentrations d'IVM dans les bouses fraîches étaient conformes à ce qui était prévu initialement. La concentration moyenne d'IVM dans les bouses (poids sec) était de 0,107 mg IVM.kg⁻¹ bouse, 10,039 mg IVM.kg⁻¹ et 2,134 mg IVM.kg⁻¹ respectivement pour C1, C2 et C3.

L'élimination en fonction du temps de l'IVM dans les bouses déposées sur le terrain suit une courbe de type logarithmique, avec dans une première phase une diminution rapide de la concentration suivie d'une baisse asymptotique (Fig. 23). La DT₅₀ pour les deux concentrations les plus élevées (C2 et C3) a été atteinte entre 1 et 2 mois après le dépôt des bouses. La décroissance est ensuite lente quelle que soit la concentration initiale et la présence d'IVM dans les bouses était encore détectable 13 mois après leur dépôt initial.

Dans le sol sous les bouses, la présence d'IVM était également encore détectable (concentrations faibles) 13 mois après leur dépôt (Fig. 24).

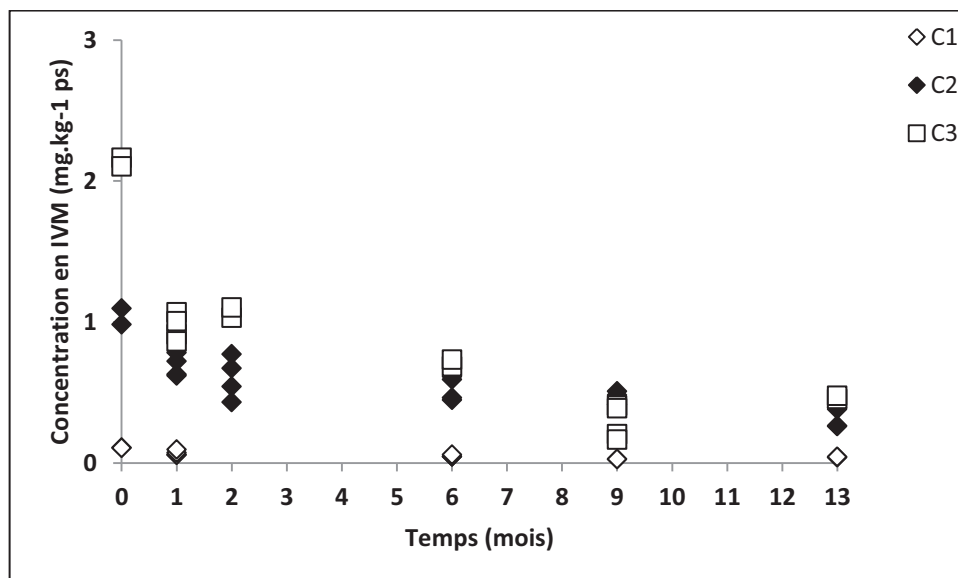


Figure 23: Concentrations d'IVM des bouses en fonction du temps passé sur le terrain (de mai 2011 à juin 2012). Les bouses ont été collectées à 5 reprises pour chaque modalité de traitement et les échantillons ont été analysés chimiquement pour y mesurer la concentration en IVM. C1, C2 et C3 correspondent aux différentes concentrations initiales en ivermectine injectées dans les bouses.

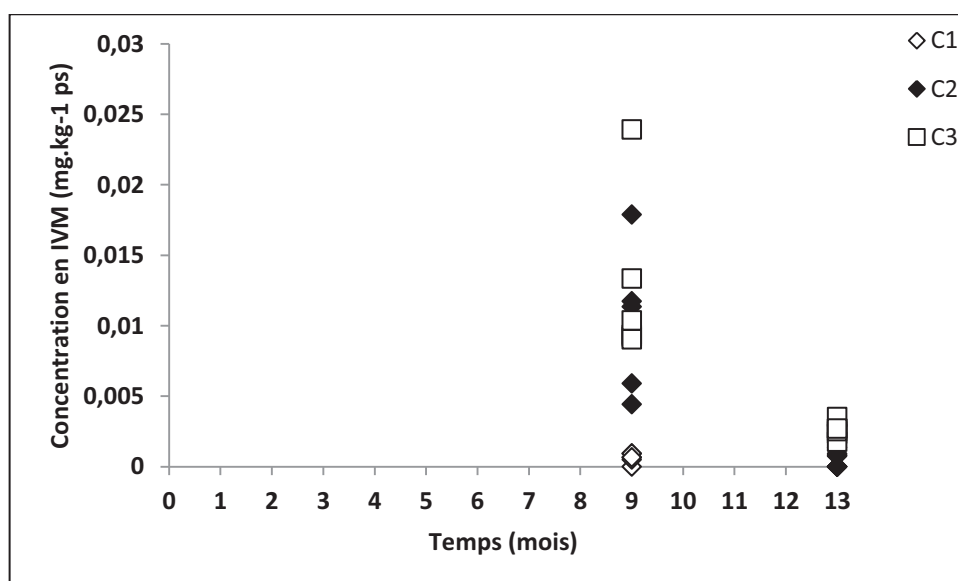


Figure 24: Concentrations d'IVM dans le sol situé immédiatement sous les bouses en fonction du temps passé sur le terrain (de mai 2011 à juin 2012). Les échantillons de sol ont été collectés à 2 dates pour chaque modalité de traitement et ont été analysés chimiquement pour mesurer la concentration en IVM. C1, C2 et C3 correspondent aux différentes concentrations initiales en ivermectine injectées dans les bouses.

2.4.2.2 Structure : effets sur les diptères

Suivant le protocole, les bouses déposées sur le terrain ont été librement colonisées pendant une ou deux semaines. A l'issue l'une ou l'autre de ces deux périodes, des pièges à émergence ont été disposés au-dessus des bouses pour collecter les insectes qui s'y seraient développé.

Dans le cas d'une seule semaine de colonisation, on a recueilli 1887 diptères au total (883 nématocères et 1004 brachycères) issus de 30 bouses (10 bouses témoin + 5 bouses pour chacune des 4 modalités retenues [témoin acétone, C1, C2 et C3], soit 30 bouses déposées). L'analyse montre un effet significatif du traitement sur l'émergence des diptères (KW: $H = 12,35$; $p = 0,015$) (Fig. 25a). Cet effet global sur les diptères est dû à un effet très significatif sur les brachycères (KW: $H = 16,96$; $p = 0,002$), contrairement aux nématocères (Fig. 25b). L'impact le plus important de l'IVM sur l'émergence des diptères a été obtenu avec les concentrations les plus faibles (C1 et C2), contrairement à ce qui était attendu.

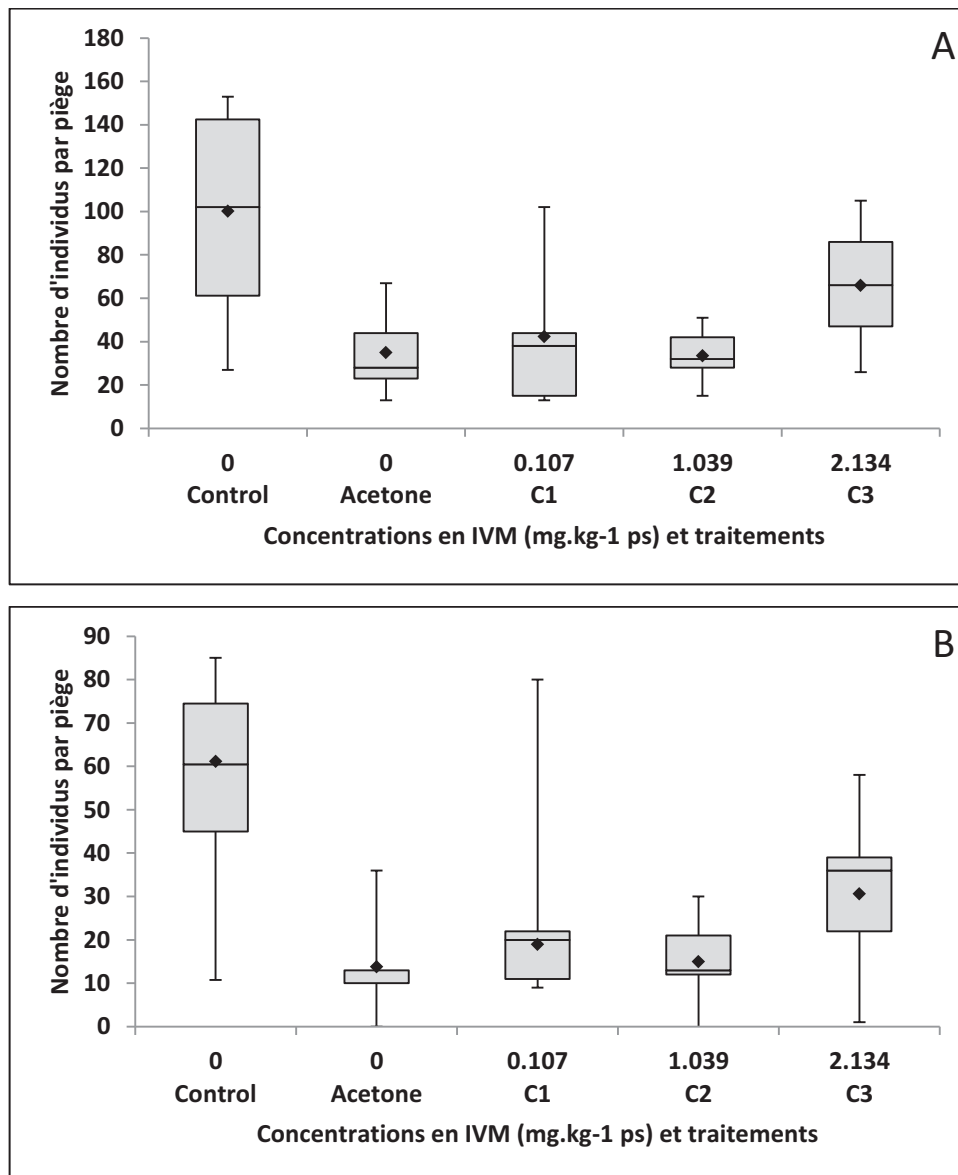


Figure 25: Nombre de a) diptères (total) et b) brachycères capturés par bouse (cages d'émergence) en fonction des modalités de traitement (témoin, témoin acétone et trois concentrations d'IVM) pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

Avec deux semaines consécutives de colonisation avant l'installation des cages d'émergence, on a capturé 1623 diptères au total (752 nématocères et 871 brachycères) issus des 30 bouses déposées (10 bouses témoin + 5 bouses pour chacune des 4 modalités retenues [témoin acétone, C1, C2 et C3], soit 30 bouses déposées). Un effet significatif de la présence d'IVM a été mis en évidence pour les brachycères (KW: H = 10,62 ; p = 0,031) mais pas sur les diptères en général ni sur les nématocères en particulier (Fig. 26a,b). Comme dans le cas précédent (une seule semaine de colonisation), les résultats sont difficiles à interpréter puisqu'on a collecté plus d'individus dans les bouses contenant la plus grande concentration

d'IVM (C3) que dans celles contenant des concentrations moins élevées (C1 et C2). Par ailleurs, très peu d'insectes ont émergé des déjections ne contenant que de l'acétone (témoin avec solvant).

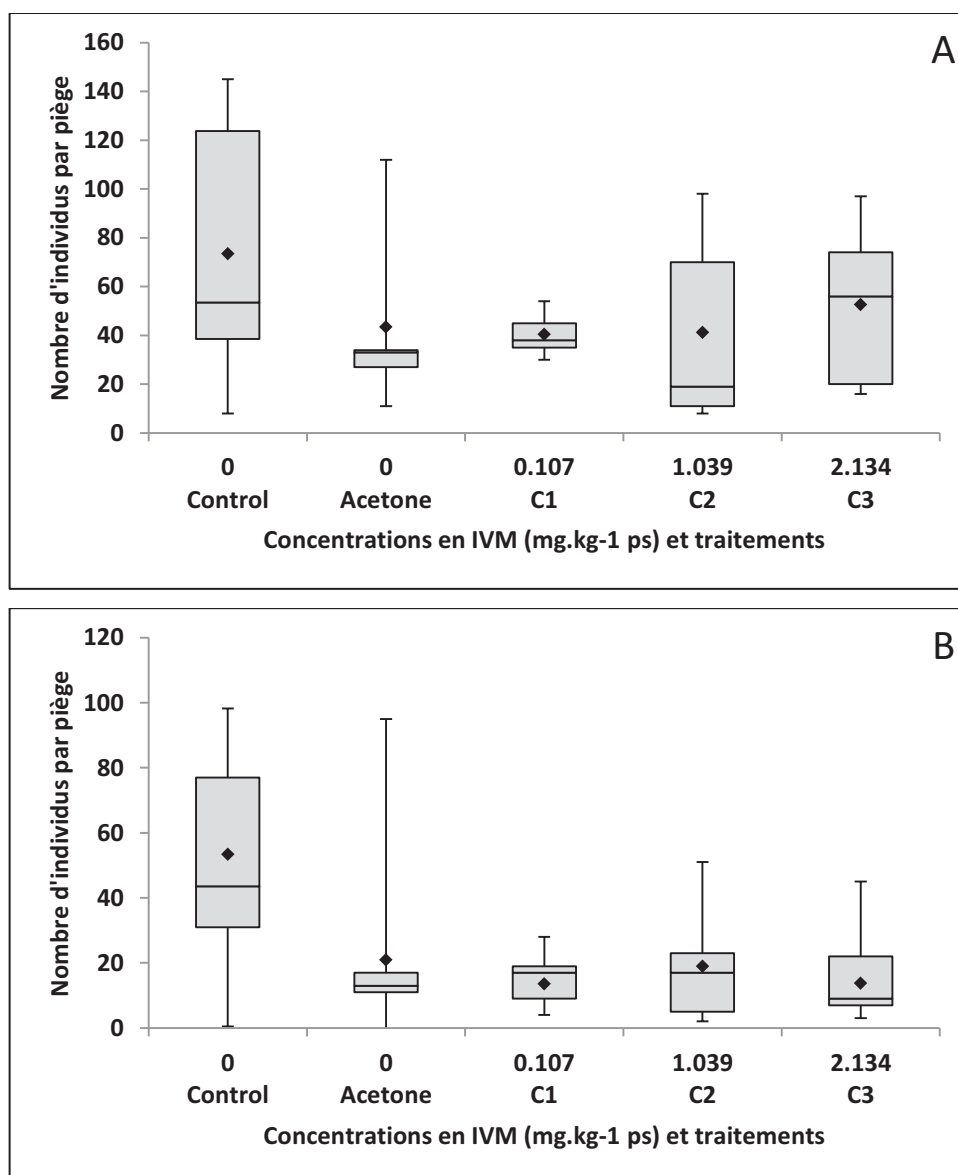


Figure 26: Nombre de a) diptères (total) et b) brachycères capturés par bouse (cages d'émergence) en fonction des modalités de traitement (témoin, témoin acétone et trois concentrations d'IVM) pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

2.4.2.3 Structure : effets sur les staphylins

Les staphylins ont été séparés en deux classes de taille. Les gros individus s'étant développés dans les bouses étant très peu nombreux, nous ne considérerons ici que les petites espèces, plus strictement coprophiles.

Dans le cas d'une colonisation libre d'une semaine suivie de la mise en place des cages d'émergence, 148 staphylins au total ont été recueillis à partir des 30 bouses suivies (10 bouses témoins + 5 bouses pour chacune des 4 modalités de traitement [témoin acétone, C1, C2, C3], soit 30 bouses au total). Aucun effet significatif du traitement n'a pu être mis en évidence (Fig. 27).

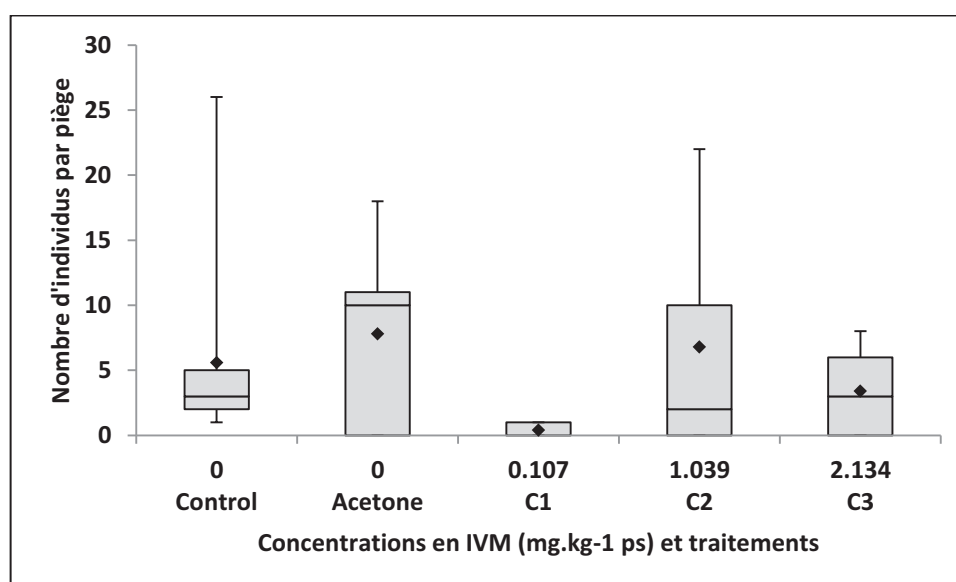


Figure 27: Nombre de staphylins capturés dans les pièges d'émergence en fonction des différentes modalités de traitement pour une semaine de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

Dans le cas de deux semaines de colonisation, 180 staphylins au total ont été recueillis à partir d'un autre lot de 30 bouses (10 bouses témoins + 5 bouses pour chacune des 4 modalités de traitement). Là encore l'effet du traitement n'est pas significatif (Fig. 28).

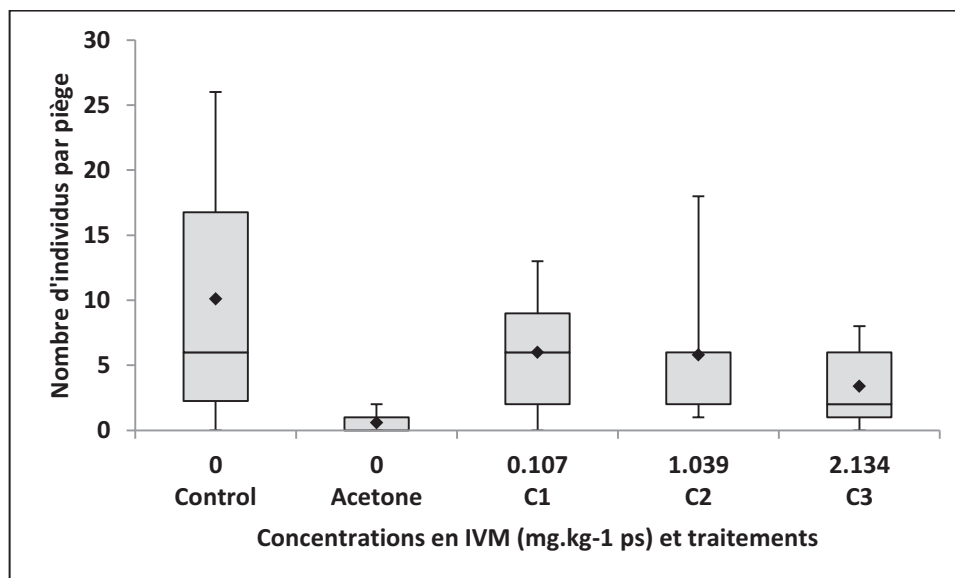


Figure 28: Nombre de staphylins capturés dans les pièges d'émergence en fonction des différentes modalités de traitement pour deux semaines de colonisation. La concentration en IVM est exprimée en mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec).

2.4.3 Supplément écologique concernant la colonisation et l'émergence

L'analyse des dépôts témoins (sans IVM) après une, deux et trois semaines de colonisation permet de mieux appréhender la cinétique de colonisation et d'émergence des différents insectes coprophiles. Trente dépôts de bouses calibrées (10 réplicats * 3 durées de colonisation) ont donc été sélectionnés et les analyses effectuées sur les échantillons ont donné une teneur en eau moyenne de 82,2 % du poids frais et une teneur en cendres (fraction minérale) de 14,6 % du poids sec.

2.4.3.1 Bousiers

Une semaine de colonisation par les bousiers a permis de collecter 37 de leurs descendants qui se sont développés dans les bouses (10 bouses), répartis entre trois espèces: *Aphodius fimetarius* (L.) (Aphodiidae), *Caccobius schreberi* (L.) et *Onthophagus vacca* (L.) (Scarabaeidae). Tous ces individus ont émergé de la même bouse. Deux semaines de colonisation ont permis de collecter deux espèces avec 7 descendants au total (10 bouses) : *Otophorus haemorrhoidalis* (L.) (Aphodiidae) et *Onthophagus vacca* (L.) (Scarabaeidae). Avec trois semaines de colonisation, on a collecté 19 insectes (10 dépôts) répartis en cinq espèces : *Colobopterus erraticus* (L.), *Euorodalus paracoenosus* (Balthasar & Hrubant),

Eudolus quadriguttatus (Herbst), *Phalacrothothus quadrimaculatus* (L.) (Aphodiidae) et *Onthophagus vacca* (L.) (Scarabaeidae). Bien que plus d'Aphodiens aient émergé des bouses colonisées pendant une seule semaine, aucun effet significatif de la durée de colonisation n'a été mis en évidence (KW: $H = 2,24$; $p = 0,326$) (Fig. 29).

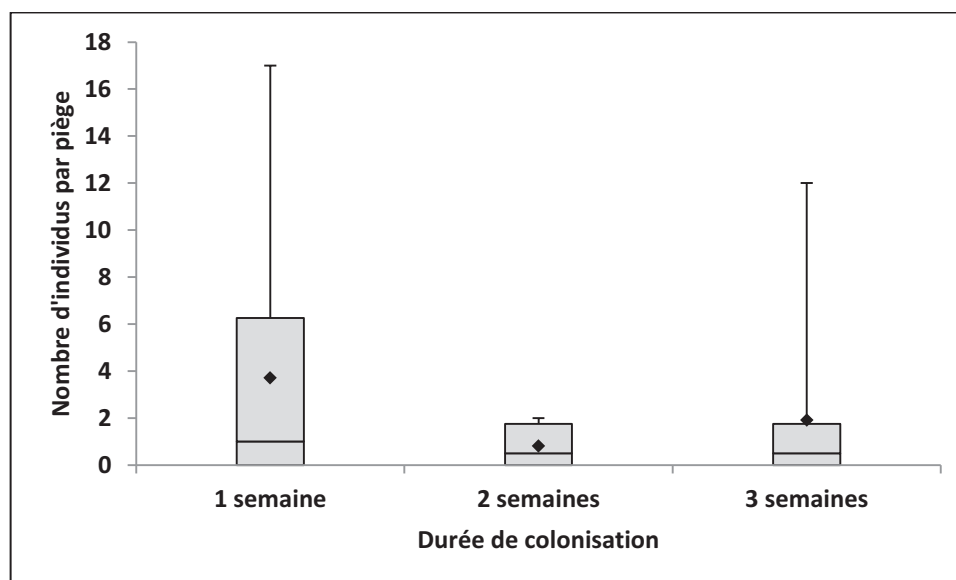


Figure 29: Nombre de bousiers (aphodiens et scarabéides) s'étant développés par bouse en fonction de la durée de colonisation.

2.4.3.2 Diptères

1002 diptères se sont développés dans les bouses librement colonisées pendant une semaine (10 bouses). Il s'agit de 390 nématocères représentés par six familles (Sciaridae (48,2%), Scatopsidae (29,2%), Cecidomyiidae (10,3%), Ceratopognidae (7,9%), Chironomidae (3,8%), Psychodidae (0,5%)) et de 612 brachycères répartis en neuf familles (Phoridae (44,6%), Sepsidae (26,5%), Sphaeroceridae (19,8%), Empididae (6,7%), Muscidae (1,0%), Stratiomyiidae (0,8%), Chloropidae (0,3%), Fannidae (0,2%), Syrphidae (0,2%)). Avec deux semaines de colonisation, 735 diptères (10 bouses déposées) ont émergé, répartis en 201 nématocères et 534 brachycères. Avec trois semaines de colonisation libre, le nombre de diptères capturés dans les pièges d'émergence était de 198 diptères (10 bouses) répartis en 36 nématocères et 162 brachycères.

Un effet significatif de la durée de colonisation sur l'émergence des diptères pris globalement a été mis en évidence (KW: $H = 15,82$; $p < 0,001$). Le nombre d'émergences est significativement plus faible après trois semaines de colonisation en comparaison avec une ou deux semaines (MW: 1 semaine/3 semaines $p < 0,001$; 2 semaines/3 semaines $p = 0,004$).

(Fig. 30a). Cette différence est significative à la fois pour les nématocères et les brachycères (KW: $H = 14,92$; $p < 0,001$ et $H = 12,7$; $p = 0,002$, respectivement), avec moins d'émergence après trois semaines de colonisation libre (MW: 1 semaine/3 semaines $p < 0,001$; 2 semaines/3 semaines $p = 0,003$ et 1 semaine/3 semaines $p = 0,001$; 2 semaines/3 semaines $p = 0,009$; pour les nématocères et brachycères, respectivement) (Fig. 30b,c).

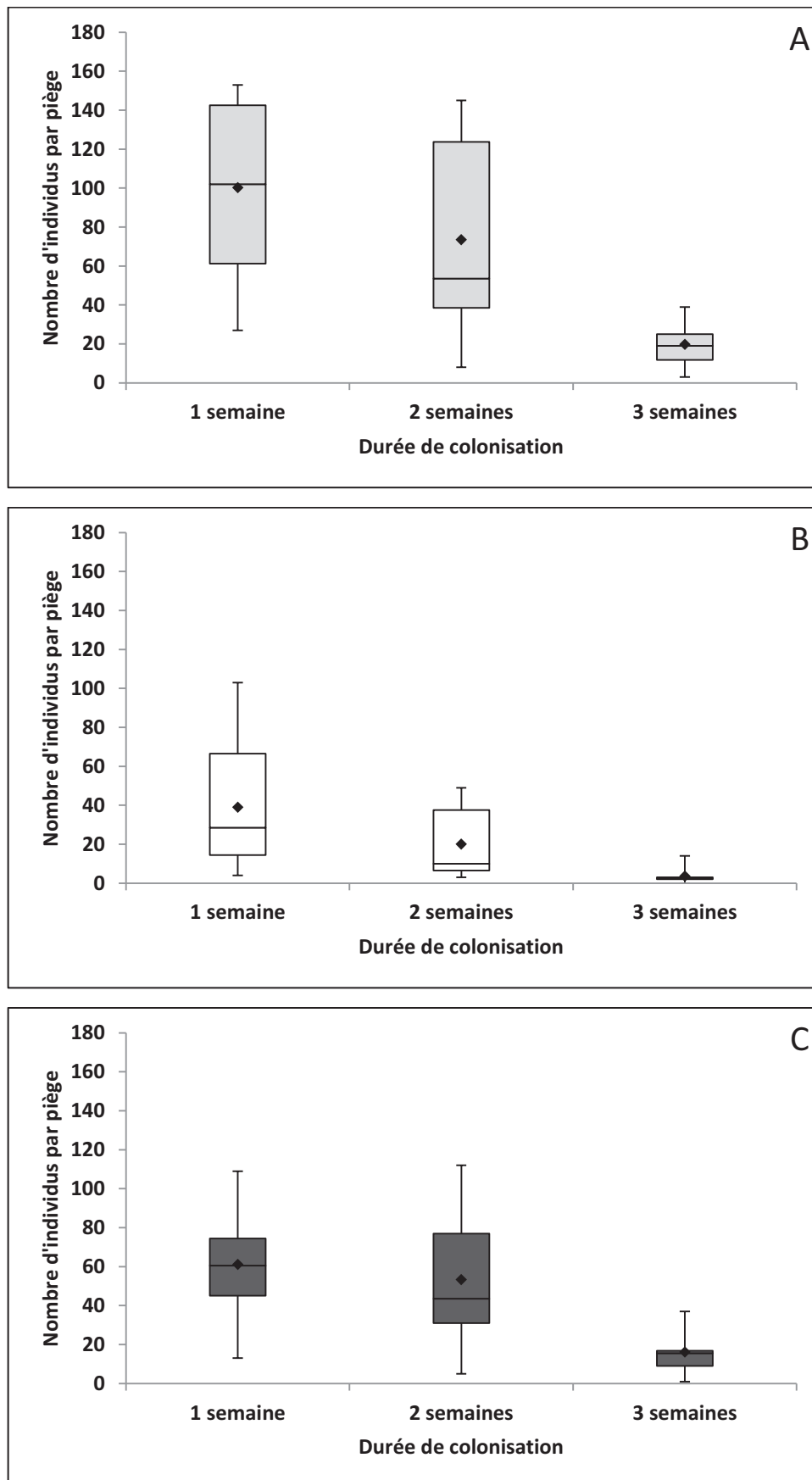


Figure 30: Nombre de a) diptères (total), b) nématocères et c) brachycères ayant émergé par bouse en fonction de la durée de colonisation.

2.4.3.3 Staphylins

Les staphylins ont été séparés en sous-familles puis en deux classes de taille (<5mm et >5mm). Les plus petits étaient représentés principalement par les Aleocharinae (environ 75%), les Oxytelinae (15-20%) et les Paederinae (environ 5%). D'après Brunke et al. (2011), les Aleocharinae sont majoritairement prédateurs, avec cependant certains groupes qui sont mycophages ou parasites de diptères. Les Oxytelinae sont prédateurs, alguivores ou coprophages selon les espèces, tandis que les Paederinae sont tous prédateurs. En raison du très faible nombre de gros individus obtenus (7 individus distribués en 6 genres: *Aleochara*, *Xantholinus*, *Ontholestes*, *Ocypus*, *Tasgius* et *Philonthus*), notre attention s'est focalisée sur les plus petits spécimens. Une, deux et trois semaines de colonisation ont permis l'émergence de respectivement 56, 101 et 31 petits staphylins. Bien que moins d'individus aient été obtenus à partir des bouses colonisées pendant trois semaines, aucun effet significatif de la durée de colonisation n'a été mis en évidence (KW: $H = 4,22$; $p = 0,121$) (Fig. 31).

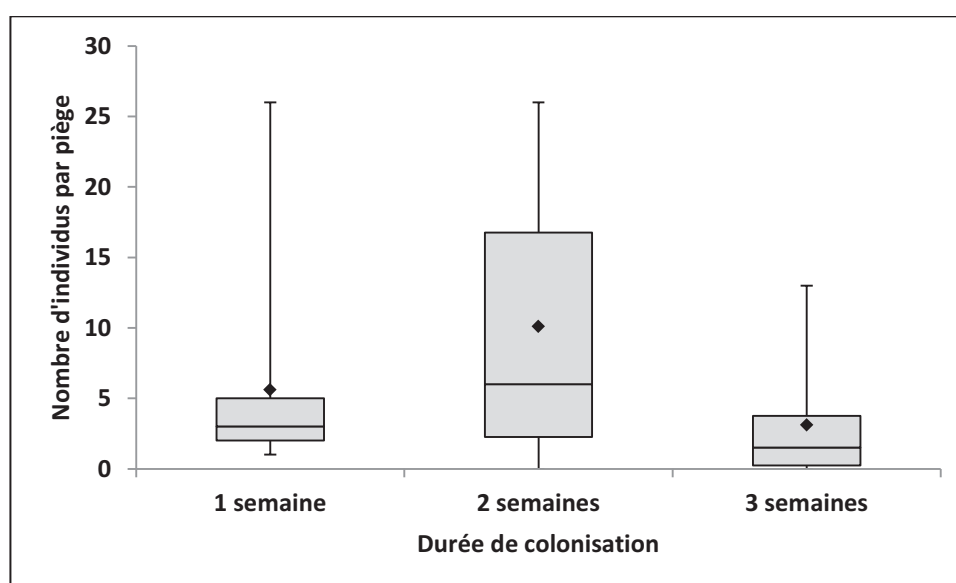


Figure 31: Nombre de staphylins ayant émergé par bouse en fonction de la durée de colonisation.

2.5 Discussion et conclusion

2.5.1 Pour-on

2.5.1.1 Résidus d'IVM

Après le traitement des animaux (formulation Pour-on), on observe un pic d'élimination de l'IVM dans les bouses qui dure au moins une semaine, avec des valeurs mesurées de 2,845 et 2,480 mg IVM.kg⁻¹ de bouse (poids sec) à respectivement 3 et 7 jours post-traitement (3 et 7 DPA). Ce pic se situe dans la gamme haute d'élimination de l'IVM signalée dans la littérature où les concentrations maximales signalées sont comprises entre 0,2 et 4,2 mg.kg⁻¹ entre 3 et 5 DPA (Alvinerie et al., 1999; Edwards et al., 2001; Boxall et al., 2004; Fernandez et al., 2009; Roembke et al., 2010b). Nos valeurs sont plutôt du même ordre de grandeur que celles publiées par Iglesias et al. (2011) dont l'étude a montré une forte concentration d'IVM dans les bouses une semaine après l'administration du traitement antiparasitaire. L'élimination de l'IVM, importante lors de la première semaine, dure relativement longtemps puisque la molécule est encore détectable dans les bouses collectées 28 jours après le traitement des animaux (0,049 mg IVM.kg⁻¹ de bouse, en poids sec).

Notre étude correspond à l'un des plus longs suivis jamais effectués sur la teneur en IVM dans les bouses et le sol sous-jacent dans des conditions climatiques naturelles (température, précipitations, vent, soleil ...). La molécule persiste longtemps dans l'environnement puisqu'elle était encore détectable en champ dans les bouses jusqu'à 13 mois après leur dépôt. Des études antérieures avaient montré que la disparition de l'IVM dans les déjections du bétail et dans le sol était relativement lente en hiver et/ou dans des conditions de laboratoire (DT₅₀ entre 3 et 8 mois), et plus rapide en été (DT₅₀ entre 7 et 14 jours) (Halley et al., 1989a; Lumaret et al., 2012). Nos résultats montrent que les valeurs calculées de DT₅₀ peuvent être variables selon le moment où s'effectue la mesure ; dans le cas des bouses prélevées lors du pic d'élimination à 3 et 7 DPA, on peut estimer que les valeurs de DT₅₀ pour l'IVM dans les déjections sont de l'ordre de 2 à 3 mois, une durée plus longue qu'attendue pour des conditions estivales. Toutefois, les résultats de telles estimations sont souvent variables entre les études, la disparition de l'IVM dans notre cas étant plus rapide que ce qui a été calculé par Suarez et al. (2003) (DT₅₀ atteignant 180 jours après le dépôt). La chute initiale de concentration (mai à septembre ; période estivale) de l'IVM enregistrée dans les bouses déposées sur le terrain pourrait dans un premier temps être attribuable à une

photodégradation, bien que la constitution rapide d'une croûte à la surface de la bouse du fait de sa dessiccation doit contribuer à protéger efficacement l'IVM. La persistance de l'IVM dans les déjections pourrait être expliquée par son lien étroit avec la matière organique et le sol (Halley et al., 1989b). Comme la molécule est très peu mobile (quasiment insoluble dans l'eau), l'IVM (faibles quantités) retrouvée dans le sol sous les bouses provient probablement de l'enfouissement de pelotes fécales contenant de l'IVM par les bousiers, et peut-être aussi de l'activité des vers de terre lorsque le sol est humide.

2.5.1.2 Structure

Les résultats obtenus montrent clairement que l'IVM affecte les insectes coprophages (en particulier bousiers et mouches), avec moins d'écloppements dans les excréments contenant cette molécule. Contrairement à ce qui a été obtenu avec les diptères, peu de bousiers (tant en espèces qu'en nombre d'individus) se sont développés dans les bouses déposées sur le terrain. Cette faible diversité peut être en partie attribuée à un printemps particulièrement sec durant le déroulé de l'étude. Lorsque les conditions climatiques sont défavorables (sécheresse persistante), la nouvelle génération de bousiers a tendance à différer sa sortie et à être peu active, demeurant dans le sol au stade adulte à l'intérieur des pelotes fécales. Les conditions météorologiques conditionnent l'activité ainsi que les capacités de vol des insectes coprophages et donc l'ampleur de la colonisation (Finn & Gittings, 2003). La colonisation par les insectes coprophages dépend également de la densité, de la texture et de l'humidité du sol (Lumaret, 1983; Brussaard & Slager, 1986; Lumaret & Kirk, 1987; Vessby & Wikteliu, 2003). Une taille plus importante des déjections se traduit par une augmentation de la richesse, de la biomasse individuelle et de la biomasse totale des bousiers (Errouissi et al., 2004), tandis qu'une faible densité dans de plus grosses déjections contribue à la coexistence des espèces en créant des zones refuges pour les compétiteurs les plus faibles (Horgan & Fuentes, 2005). Les conditions environnementales influencent par ailleurs le succès reproducteur des espèces ainsi que le taux de survie larvaire qui déterminent le nombre d'écloppements (Sowig, 1995; Sowig, 1996; Vessby & Wikteliu, 2003). Une autre hypothèse est que l'on a pu assister à un effet de dilution des populations de coprophages, dû au fait qu'on a pu proposer aux insectes de trop grandes quantités de bouses qui se sont surajoutées à la production quotidienne du troupeau, d'où un effet sur chaque bouse qui peut se trouver réduit. En fait les quantités déposées pour l'étude n'apparaissent pas très élevées en comparaison avec la masse de déjections produites par un troupeau de 150 génisses, chacune produisant journallement environ 14 kg (poids frais) de bouse (12 bouses par jour*1,2 kg =

14,4 kg par jour (Lançon, 1978)) (West et al., 1989; Gerrish et al., 1995). Nos résultats semblent plutôt indiquer que l'abondance en bousiers sur le site est insuffisante pour que l'ensemble des déjections produites par les animaux soient utilisées. Au-delà de la présence de ressources trophiques, l'abondance des insectes coprophages dans un site donné dépend largement d'autres facteurs (Koskela & Hanski, 1977). Dans le cadre d'un travail effectué sur des communautés d'insectes coprophages, Palestini, Barbero et Rolando (1998) ont été surpris par la faible densité de bousiers dans leur site d'étude. Une des explications données était la conjonction de précipitations importantes au moment de l'étude et une taille modeste des bouses utilisées et servant d'appât (1,4 kg de poids frais).

Dans notre cas, le faible nombre de bousiers ayant émergé des bouses initialement prélevées 3 jours après le traitement des animaux peut être expliqué par une concentration élevée d'IVM (2,845 mg IVM.kg⁻¹ de bouse, en poids sec) (Fig. 12). Kruger et Scholtz (1997) ont montré qu'après une injection au bétail de 200 µg d'IVM par kg (poids vif), l'émergence d'*Euoniticellus intermedius* et d'*Onitis alexis* était réduite ou nulle pendant les 7 premiers jours qui ont suivi l'administration de l'IVM. Les mêmes auteurs l'année suivante (1998a) ont conclu que l'impact environnemental de l'IVM dépendait très vraisemblablement de plusieurs facteurs associés, tels que les conditions climatiques, l'échelle spatiale du traitement et le nombre d'animaux traités. L'IVM a des effets toxiques sur les larves de Scarabaeidae, en augmentant leur mortalité et inhibant leur développement (Strong et al., 1996). Dans notre étude, les concentrations de l'IVM dans les bouses relevées au cours des deux premières semaines qui ont suivi le traitement du bétail (entre 2,845 et 0,692 mg IVM.kg⁻¹ bouse, en poids sec) étaient supérieures aux valeurs obtenues dans des conditions similaires dans une autre étude et qui avait montré la mortalité larvaire d'*Euoniticellus fulvus* à une concentration de 0,16 mg IVM.kg⁻¹ et un retard de développement à 0,06 mg IVM.kg⁻¹ (Lumaret et al., 1993). Des tests écotoxicologiques menés au laboratoire sur *Aphodius constans* (Coléoptère Aphodiidae) ont montré pour cette espèce une dose létale médiane (LC₅₀) comprise entre 0,88 et 0,98 mg IVM.kg⁻¹ bouse (poids sec) (Hempel et al., 2006). D'après Roembke et al. (2010b), la plupart des espèces de bousiers sont sensibles à l'IVM, avec des valeurs de la LOEC d'environ 0,81 mg IVM.kg⁻¹ bouse (poids sec) et de la NOEC de 0,78 mg IVM.kg⁻¹ bouse (poids sec). Dans le cas d'*Aphodius fimetarius*, l'espèce la plus abondante rencontrée au cours de notre étude, la valeur de LC₅₀ a été établie à 0,5 mg IVM.kg⁻¹ bouse (poids sec), avec une NOEC à 0,3 mg IVM.kg⁻¹ bouse (poids sec) (Lumaret et al., 2012). Les

concentrations de l'IVM mesurées dans les bouses fraîches pendant notre étude semblent correspondre à un impact potentiel important sur la plupart des espèces de bousiers.

La variabilité des facteurs abiotiques, du fait de leur fort impact sur le développement des espèces, peut entraîner des difficultés pour appréhender les effets des traitements à long terme sur l'ensemble des populations. En s'appuyant sur des données de survie des insectes juvéniles, Wardhaugh et al. (2001) ont bâti un modèle qui prédit une réduction de 25 à 35 % de la nouvelle génération de bousiers émergeant d'un excrément traité. L'intensité des effets varie en fonction de la période du traitement et devrait être plus importante juste après l'émergence de la nouvelle génération. D'autres extrapolations effectuées à partir des résultats tirés de la toxicité des déjections d'animaux traités, ont conduit à estimer que la mortalité cumulée maximum atteindrait moins de 25 % à l'échelle d'une exploitation d'élevage (Sherratt et al., 1998). Toutefois, les modèles développés ici n'ont pas pris en compte les effets non létaux (toxicité chronique), tels que la réduction des capacités reproductives ou les atteintes aux interactions intra- et inter-spécifiques. A l'échelle des populations, les mécanismes de compensation du stress lié à ces traitements, tels que l'immigration, restent très mal connus et nécessiteraient de plus amples investigations.

Le traitement du bétail à l'IVM a un impact sur les diptères qui s'est avéré plus important que celui sur les bousiers, confirmant des résultats antérieurs déjà publiés ($\text{NOEC} < 0,31 \text{ mg IVM.kg}^{-1}$, en poids sec) (Roembke et al., 2010b). Les brachycères se sont révélés plus sensibles que les nématocères (en nombre de taxons et en abondance). Lumaret et al. (1993) avaient précédemment montré que les larves de *Neomyia cornicina* (Fabricius) étaient très sensibles à l'IVM, avec une mortalité totale à des concentrations d'IVM dans la bouse de 0,16 et 0,06 mg IVM.kg^{-1} en poids sec. Nos résultats ont montré d'une manière analogue la très grande sensibilité des Sepsidae à l'IVM, aucune émergence d'adultes n'ayant été enregistrée à partir des bouses prélevées jusqu'à 4 semaines après l'administration de l'IVM (Fig. 16a). Ces résultats confirment ceux de Blanckenhorn et al. (2013b) sur cette famille de diptères. Du fait de leur sensibilité, les Sepsides peuvent être considérés comme de bons candidats pour être retenus comme l'un des groupes de référence pour participer aux tests standards de laboratoire mis en place pour évaluer les effets des traitements vétérinaires (en particulier vermifuges) sur les espèces non-cibles (Blanckenhorn et al., 2013a). Ce groupe peut également constituer un bon indicateur des effets des résidus toxiques dans les environnements pâturés. Les diptères Sphaeroceridae montrent aussi une grande sensibilité à l'IVM puisque très peu d'individus ont émergé des bouses colonisées librement pendant une semaine (Fig. 16b). Après une exposition libre des bouses pendant deux semaines, nous avons

obtenu quasiment le même nombre d'émergences de mouches qu'après une semaine d'exposition (74 et 62 diptères capturés en moyenne par piège pour une et deux semaines de colonisation respectivement). Trois semaines de colonisation ont conduit à la capture dans les pièges d'émergence de très peu d'individus. Il apparaît alors que la mise en place des cages d'émergence après colonisation doit s'effectuer assez rapidement, avant deux semaines après le dépôt des bouses si l'on souhaite évaluer l'effet des traitements sur un nombre suffisant d'émergences. On peut alors en conclure que la mise en place des cages d'émergence au-dessus des bouses après une seule semaine de colonisation libre est une durée pertinente pour suivre sur le terrain les effets de l'IVM sur ce groupe d'insectes.

La présence d'IVM dans les bouses a également impacté les niveaux trophiques supérieurs. Un plus grand nombre de staphylins obtenus dans les cages à émergence après une colonisation des bouses de deux semaines indique que cette durée de colonisation semble la plus pertinente pour évaluer l'impact de l'IVM sur ces insectes (Fig. 20). Un laps de temps de trois semaines de colonisation paraît trop long puisque dans ce cas le nombre d'individus recueillis dans les cages d'émergence était faible en comparaison avec les autres périodes de mise en place des cages. L'impact de l'IVM sur les staphylins pourrait s'expliquer par des effets directs de cette molécule sur les espèces strictement coprophages (Hinton, 1944; Skidmore, 1991; Fincher, 1992; Hu & Frank, 1995), ou par des effets indirects liés à la mortalité de leurs proies ou de leurs hôtes (principalement des diptères).

L'IVM présente dans les bouses a aussi un impact (direct ou indirect) sur les micro-hyménoptères parasitoïdes (Fig. 22), comme les Pteromalidae dont les hôtes (des diptères) sont très sensibles à cette molécule. Floate et Fox (1999) ont obtenu des résultats analogues au Canada pour des espèces comme *Muscidifurax zaraptor* (Kogan and Legner) qui appartient à cette même famille.

Les VMPs éliminés par le bétail peuvent ainsi entraîner des modifications importantes de la composition et par conséquent de la structure des communautés coprophiles, affectant probablement aussi le fonctionnement de l'écosystème ainsi que les services fournis par l'ensemble de ces organismes. La réponse structurelle d'une communauté soumise à ce type de stress reste à évaluer malgré le développement récent d'approches de plus en plus fonctionnelles. En effet des espèces différentes peuvent assurer des fonctions écologiques proches tout en ayant des capacités différentes pour réagir aux perturbations, ce qui augmente d'autant la résilience du système (Elmqvist et al., 2003; Mori et al., 2013).

2.5.2 Spiked

2.5.2.1 Résidus d'IVM

La concentration C2 qui avait été retenue a priori sur la base des données de la littérature pour simuler le pic maximal d'élimination de l'IVM s'est révélée finalement trois fois plus faible que celle mesurée réellement dans les échantillons de la bouse fraîche prélevée 3 jours après le traitement des animaux (étude précédente). Notre étude a permis d'obtenir les profils de disparition de l'IVM dans les bouses de vache pendant plus d'un an. Ces profils s'avèrent très comparable à ceux décrits précédemment pour des bouses d'animaux traités (ivermectine délivrée en Pour-on). Dans un premier temps la dégradation de l'IVM est assez rapide, peut-être due à une photodégradation partielle de la molécule, puis la diminution de la concentration dans les bouses se ralentit. Contrairement à ce qui était escompté, nos résultats montrent que l'IVM pouvait persister à la fois dans le sol et les déjections pendant plus d'un an, sans que l'on puisse cependant réellement parler ici d'accumulation dans l'environnement. Cependant, en absence de rotation des animaux d'une pâture à l'autre, et si le traitement du bétail à l'IVM était effectué de manière systématique et selon un rythme trop rapproché (deux à trois fois par an, par exemple), on pourrait envisager qu'il puisse y avoir cette fois-ci un effet cumulatif toxique de cette molécule, avec des répercussions possibles sur d'autres invertébrés plus généralistes.

2.5.2.2 Structure

Très peu de bousiers ont émergé dans les cages d'interception, ce qui explique que nous n'ayons pas présenté les résultats. Les raisons de cette faible émergence ont déjà été discutées précédemment.

Nos résultats montrent que, dans tous les cas, les brachycères sont plus sensibles aux effets de l'IVM que les nématocères, mais avec des tendances difficiles à interpréter. Les bouses contenant uniquement du solvant (acétone) ont conduit à une faible émergence. Le mélange avec le solvant ainsi que le temps d'évaporation peuvent entraîner une perte de composés volatils et donc d'attractivité des bouses.

Les résultats ambigus de cette démarche expérimentale par injection directe indiquent que son utilisation sur le terrain est compliquée. En effet, par comparaison avec les études en laboratoire, les volumes de déjections nécessaires sont plus importants et nécessitent un temps plus long de ventilation (évaporation du solvant). Or, sur le terrain, l'attractivité des dépôts est

essentielle puisqu'elle conditionne la colonisation des déjections et donc la composition spécifique des assemblages.

2.5.3 Colonisation

Des successions hétérotrophiques peuvent être observées lors de l'exploitation de ressources temporaires telles que les excréments, les fruits ou les champignons. Au cours du processus de décomposition, la composition en espèces change selon un ordre déterminé (Hanski, 1987a). Dans les excréments, plusieurs vagues successives de colonisation ont été mises en évidence (Mohr, 1943; Desière, 1974; Koskela & Hanski, 1977). Dans les régions tempérées, les déjections animales sont d'abord colonisées par des mouches, dès les premiers instants (parfois quelques secondes) après leur émission (Sciaridae, Scatopsidae, Cecidomyiidae, Phoridae, Sepsidae, Sphaeroceridae, Empididae). Viennent ensuite les coléoptères coprophages (Hydrophilidae, Scarabaeidae, Geotrupidae et Aphodiidae) puis les prédateurs (notamment Histeridae et Staphylinidae) (Mohr, 1943; Koskela & Hanski, 1977). La qualité et la quantité de la ressource sont plus importantes au début du processus de dégradation puis celles-ci diminuent au cours du temps, ce qui influence la colonisation (Menendez & Gutierrez, 1999). La disponibilité de cette ressource et les conditions micro-climatiques au sein de l'excrément déterminent la succession des espèces (Lobo & Veiga, 1990; Menendez & Gutierrez, 1999). Les différentes espèces colonisatrices n'ont chacune qu'un court accès à la ressource, ce qui permet leur coexistence. Les modèles spécifiques de successions reflètent vraisemblablement les différences de comportements des espèces, tels que la recherche de la ressource, l'alimentation, la reproduction, la ponte plutôt que la compétition (Menendez & Gutierrez, 1999). La présence de prédateurs et de parasitoïdes coprophiles (coléoptères, hyménoptères, acariens) est conditionnée par l'abondance de leurs hôtes ou de leurs proies.

Le but de cette étude supplémentaire était de déterminer les vagues successives de colonisation des divers insectes de la communauté à partir de leurs émergences. La majeure partie de la colonisation était attendue au cours de la première semaine, en particulier pour les coprophages, avec une colonisation plus tardive pour les prédateurs et parasitoïdes.

Lors de notre étude, la colonisation par les diptères s'est faite principalement au cours de la première semaine après le dépôt. Cette courte période de colonisation est celle qui a permis de collecter le plus grand nombre de diptères (émergences). Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer que moins d'individus émergents aient été recueillis après une

période de trois semaines de colonisation. La première hypothèse est la rapide émergence des petites espèces de diptères. En admettant qu'il n'y ait eu ni prédation ou parasitisme ni compétition, les résultats permettent d'en déduire qu'un quart des diptères avaient déjà émergé deux semaines après le dépôt des bouses sur le terrain (donc avant la mise en place des cages d'émergence) et que la moitié a émergé pendant la troisième semaine. Ce résultat traduit la rapidité du développement larvaire de certaines espèces qui ont pu émerger avant la mise en place des pièges à émergence. Certaines espèces de diptères arrivent très rapidement sur l'excrément (Mohr, 1943; Koskela & Hanski, 1977), bien avant la formation de la croûte (Roembke et al., 2010b), et ont des cycles de vie très courts (Hafez, 1939; Blanckenhorn, 1997), ce qui permet à la nouvelle génération de quitter très vite la déjection. C'est le cas notamment de *Musca autumnalis* De Geer, qui arrive très rapidement sur les bouses fraîches et dont la durée de développement (entre la ponte et l'émergence des adultes) est de l'ordre d'une dizaine de jours au laboratoire à 24°C (Lumaret, comm. pers.). L'installation des cages d'émergence à l'issue de 3 semaines de colonisation n'a permis d'intercepter que les derniers individus retardataires. Le nombre quasi semblable d'interception de diptères après une ou deux semaines de colonisation s'explique également. Les diptères sont des colonisateurs très précoces, qui pondent à la surface, ou sous la surface des bouses lorsque celles-ci sont encore très fraîches. La ponte cesse lorsqu'une croûte se forme en surface. Dans ces conditions, la ponte a lieu très tôt (quelques heures ou quelques jours au maximum, selon l'état de la bouse) et les mouches ne viendront pas pondre après, même si la colonisation des bouses est encore possible durant la seconde semaine. Comme la durée totale du développement de la plupart des espèces est d'environ 2 semaines, cela explique que les pièges d'interception disposés à la fin de la première ou à la fin de la seconde semaine capturent la même cohorte de mouches (avec œufs pondus au début, sans étalement de la période de ponte), d'où des chiffres de captures comparables (74 et 62 diptères capturés en moyenne par piège pour une et deux semaines de colonisation respectivement). Les extrapolations sur les timings d'émergence ne prennent toutefois pas en compte les interactions entre les organismes au sein de la communauté. La seconde hypothèse est qu'une période plus longue de colonisation se fait au bénéfice des prédateurs et parasitoïdes qui colonisent plus tardivement les bouses. La colonisation par ces divers groupes taxonomiques réduirait alors la survie larvaire des diptères et donc leur taux d'émergence. Ridsdill-Smith et Matthiessen (1984) ont notamment rapporté que, lorsque certaines espèces de bousiers (*Onthophagus ferox* (Har.) ou *Onitis alexis* (Klug)) étaient exclues des déjections, le nombre de diptères émergents augmentait. La compétition

spatiale intra- et inter-spécifique est vraisemblablement la plus importante entre les larves (Finn & Gittings, 2003).

Contrairement aux diptères, les staphylins ont émergé en plus grand nombre des bouses colonisées pendant deux semaines. Toutefois, il semble que la majorité de la colonisation ait eu lieu pendant la première semaine, ce qui montre que les staphylins eux aussi arrivent rapidement sur les bouses, ce qui est confirmé par des études antérieures (Desière, 1974; Koskela & Hanski, 1977). La plupart des staphylins sont prédateurs ou parasites et ils sont donc attendus plus tardivement dans l'excrément puisque leurs proies ou leurs hôtes (principalement larves ou pupes de diptères) doivent être présents. Desière (1974) a toutefois indiqué que la niche temporelle de colonisation des staphylins était très étroite en raison du rapide développement de leurs proies. Nos résultats confirment la rapide colonisation au cours de la première semaine après le dépôt des bouses, mais certains staphylins n'arrivent qu'au cours de la deuxième semaine. Par compte ils ne paraissent plus coloniser les bouses lors de la troisième semaine et il apparaît qu'à l'instar des diptères, une partie des petites espèces de staphylins avaient terminé leur développement et étaient déjà partis avant l'installation des pièges à émergence. Plusieurs études ont en effet montré que certaines espèces de staphylins avaient un développement rapide, d'une durée inférieure à 3 semaines, ce qui conforte notre hypothèse d'un départ des individus bien avant la mise en place des cages d'émergence (Ashe, 1990; Hanley & Goodrich, 1994; Goodrich & Hanley, 1995; Hu & Frank, 1995; Echegaray Wilson, 2012).

2.6 Synthèse de l'expérimentation multi-sites



2.6.1 Introduction

Les études écotoxicologiques en champ ont été commanditées par l'Agence Fédérale Allemande (UBA Project-No. FKZ 371063412) pour étudier la faisabilité de tests de niveau supérieur en conditions naturelles. Pour ce faire, plusieurs laboratoires (Allemagne, Canada, Pays-Bas, Suisse et France) ont été associés pour évaluer la reproductibilité d'un protocole standard dans des régions climatiques différentes. Deux principaux buts ont été identifiés :

- A. Elargir la connaissance des effets de l'IVM sur la structure des communautés d'invertébrés des excréments et du sol.
- B. Intégrer les nouvelles informations dans les plans existants d'évaluation et de gestion des risques pour l'IVM et autres antiparasitaires.

Ces objectifs ont été précisés et formulés en plusieurs questions :

- 1. Est-ce que l'utilisation d'IVM cause des effets à long terme sur la diversité de la faune coprophile ? En particulier, quelle est la persistance de l'impact toxique des excréments contaminés ?
- 2. Existe-t-il une différence de sensibilité entre les espèces testées en laboratoire et celles collectées lors d'études de terrain? Les espèces standard sont-elles représentatives de la communauté coprophile ?
- 3. Observe-t-on un rétablissement des populations et peut-on distinguer un rétablissement interne d'une simple immigration ?
- 4. Est-ce que les mesures de réduction des risques environnementaux existantes garantissent la préservation de la faune coprophile ? Est-il possible d'utiliser en routine des antiparasitaires, tout en gérant les pâturages de manière durable ?

L'évaluation des risques a pris en compte les effets de l'IVM à la fois sur la structure et les fonctions des communautés coprophiles (fonctionnement dans le chapitre suivant). Bien qu'un certain nombre de travaux portent sur des études en champ (Lumaret et al., 2012), leurs protocoles, durées et mesures diffèrent trop souvent ce qui rend difficile une interprétation à plus grande échelle et la généralisation des résultats. Les études conduites dans ce programme

rassemblent des acteurs de différents pays utilisant une même procédure standard définie ensemble et validée lors d'un atelier organisé à Montpellier en mars 2011.

2.6.2 Matériel et méthodes

2.6.2.1 Sites d'étude

Différentes institutions participant au programme DOTTS ont contribué à ce travail à plus large échelle ; ECT Oecotoxicologie GmbH à Flörsheim en Allemagne (pilote par Joerg Roembke) ; Alterra à Wageningen au Pays-Bas (pilote par Joost Lahr) ; University of Zurich-Irchel en Suisse (pilote par Wolf Blanckenhorn) ; Justus-Liebig-University à Giessen en Allemagne (analyses chimiques) (pilote par Manuel Wohde); Agriculture and Agri-Food à Lethbridge au Canada (pilote par Kevin Floate) et l'Université Paul Valéry Montpellier 3. Les principales caractéristiques des différents sites d'étude sont résumées dans le tableau 3. Leurs conditions climatiques diffèrent clairement en termes de température (Montpellier vs Lethbridge et Zurich) et de précipitations annuelles (Zurich vs Lethbridge). Les conditions pédologiques varient également en termes de pH, de teneur en matière organique et de granulométrie. Par contre la composition faunistique était relativement homogène, de nombreuses espèces étant communes à tous les sites de part et d'autre de l'Atlantique. Ainsi la plupart des espèces de coprophages présentes à Lethbridge (Alberta, Canada) étaient les mêmes que celles rencontrées à Saint Martin de Londres où nous avons travaillé (Lumaret & Kirk, 1987; Floate & Kadiri, 2013; Kadiri et al., 2014).

Tableau 3: Caractéristiques climatiques et propriétés du sol des différents sites d'étude.

Site / Paramètres du sol	Montpellier	Zurich	Wageningen	Lethbridge
Pays	France	Suisse	Pays-Bas	Canada
Coordonnées	43°79'33.40 N; 3°73'18.75 O	47°23'44.87 N; 8°33'02.62 O	51°59'32.16 N; 5°39'39.82 O	49°41'25.46 N; 112°46'26.15 W
Utilisation du sol	Bande enherbée en bordure de prairie semée	En bordure de prairie	Prairie (depuis 2006)	Prairie pour le bétail
Precipit. ann. (mm/an)	1061	1123	846	365
Temp. ann. moyenne (°C)	13,9	7,9	10,5	5,8
pH (méthode CaCl₂)	7,6	7,4	5,2	7,3
Matière organique (%)	3,1	4,6	2,9	6,2
Densité (g/L)	1149	1254	1449	987
Capacité de retention d'eau max	48,0	47,6	34,2	60,7
Carbone	16,75	24,28	12,55	27,35
Azote	1,646	3,018	1,009	2,747
Rapport C/N	10,18	8,05	12,44	9,96
Texture du sol	Limon argileux	Limon argileux	Sable pur	Limon faiblement argileux

2.6.2.2 Protocole expérimental

Sur chaque site d'étude, ont été réalisées simultanément des expériences standardisées sur les effets de l'IVM sur la structure de la communauté coprophile. Les excréments contaminés obtenus à la suite du traitement en Pour-on du bétail, nécessaires aux dépôts

ultérieurs, ont été collectés à Lethbridge pour leur propre utilisation et à Montpellier pour l'ensemble des sites de Zurich, Wageningen et Montpellier. Les excréments témoins ont été collectés avant l'administration de l'IVM puis des fèces ont été prélevées à 3, 7, 14, 28 jours (et 56 jours pour Lethbridge) après le traitement (DPA). En raison d'un très faible nombre d'émergences lors d'une première saison, l'expérience a été répliquée au Canada en 2012.

A Lethbridge, Wageningen et Zurich, les dépôts de bouse des différents traitements ont été effectués sur des assiettes contenant 2 cm de sable humide, perforées pour permettre le drainage. A Montpellier, en raison d'une plus grande communauté de fouisseurs, des pots (capacité 7L, 25 cm de haut, 15 cm de diamètre) ont été enterrés au préalable jusqu'à la surface puis remplis de terre sur laquelle a été déposé l'excrément. Les dépôts ont ensuite été librement colonisés pendant une semaine avant d'être récupérés et amenés au laboratoire pour les sites de Lethbridge, Wageningen et Zurich et avant que soient installés les pièges à émergence sur le terrain à Montpellier (Fig. 7). Au laboratoire, les dépôts ont été placés dans des pièges à émergence pendant 3 mois.

2.6.3 Résultats et discussion

2.6.3.1 Considérations méthodologiques

Les conditions climatiques influencent fortement la structure des communautés. En raison d'un printemps particulièrement sec à Montpellier, le faible nombre de vers de terre et de collemboles n'a pas pu être pris en compte. L'historique du site doit donc être considéré attentivement pour sélectionner un groupe d'organismes à échantillonner. Au Canada, les glaciations quaternaires ont éradiqué la plupart des espèces endémiques qui ont été remplacées par des espèces européennes, introduites avec la terre servant de ballast des bateaux il y a entre 200 et 400 ans. L'échantillonnage des organismes du sol doit donc être décidé au cas par cas et nécessiterait le développement de techniques de barcoding afin de diminuer l'effort de détermination que nécessitent ces taxons.

La suite des résultats sera présentée en réponse aux questions formulées dans l'introduction.

1. Est-ce que l'utilisation d'IVM entraîne des effets à long terme sur la diversité de la faune coprophile ? En particulier, quelle est la persistance de l'impact toxique des excréments contaminés ?

Les effets de l'IVM sur les différents organismes associés aux excréments sont résumés dans le tableau 4. Les organismes ont été répartis avec trois codes de couleur en fonction de l'effet du traitement : rouge pour les effets significatifs, vert pour les non-significatifs et jaune pour les intermédiaires (nécessitant de plus amples études). Cet aperçu permet d'établir que l'IVM a un effet long sur différents groupes d'organismes et en particulier les diptères. L'impact sur les sepsides et les sphaerocérides est très important même avec les concentrations faibles en IVM (0,01 - 0,05 mg/kg en poids sec) obtenues quatre semaines après le traitement (jusqu'à 8 semaines au Canada). Les bouses collectées au cours de la première semaine après le traitement des bovins sont relativement toxiques pour un grand nombre de coléoptères, parmi lesquels les bousiers, les hydrophilides et les staphylins. Les hyménoptères ont, quant à eux, montré une sensibilité intermédiaire.

Les résultats sur les organismes du sol sont plus ambigus, laissant penser qu'ils sont moins sensibles que les insectes coprophiles. Toutefois, les concentrations dans le sol étaient bien plus faibles que dans les excréments et une accumulation d'IVM dans le sol pourrait entraîner des effets plus identifiables.

Tableau 4 : Aperçu des effets de l'IVM à différentes concentrations (en mg.kg⁻¹ de poids sec) sur les différents groupes taxonomiques, selon les sites d'étude : significatifs en rouge, non-significatifs en vert et intermédiaires en jaune.

Org.	Montpellier					Zurich					Wageningen					Lethbridge						All			
Group	0,05	0,69	2,48	2,84		0,05	0,69	2,48	2,84		0,05	0,69	2,48	2,84		0,02	0,06	0,35	7,68	5,03		Low→High			
Beetl																									
Hydro	NA	NA	NA	NA																					
Ptilid	NA	NA	NA	NA							NA	NA	NA	NA											
Apho																									
Staph											NA	NA	NA	NA											
Flies																									
Ceci	NA	NA	NA	NA												NA	NA	NA	NA	NA					
Chiro	NA	NA	NA	NA												NA	NA	NA	NA	NA					
Sepsi																									
Sphae						NA	NA	NA	NA																
Wasp											NA	NA	NA	NA		NA	NA	NA	NA	NA					
Earth.	NA	NA	NA	NA												NA	NA	NA	NA	NA					
Coll..																									

Beetl : Coleoptera ; Hydro : Hydrophilidae ; Ptilid : Ptiliidae ; Apho : Aphodiidae ; Staph : Staphylinidae ; Flies : Diptera ; Cecy : Cecidomyiidae ; Chiro : Chironomidae, Sepsi : Sepsidae ; Sphae : Sphaeroceridae ; Wasp : Hymenoptera ; Earth : Earthworms ; Coll : Collembola

2, Existe-t-il une différence de sensibilité entre les espèces testées en laboratoire et celles collectées lors d'études de terrain ? Les espèces standard sont-elles représentatives de la communauté coprophile ?

Les résultats des tests en laboratoire peuvent être globalement comparés quantitativement avec les effets déterminés sur le terrain. Les diptères *Scathophaga stercoraria* et *Musca autumnalis*, les espèces de bousiers du genre *Aphodius* et *Onthophagus taurus*, les lombriciens *Eisenia fetida/andrei* et *Folsomia candida* ont déjà été utilisés comme espèces tests standard en laboratoire. Les effets sur les diptères se sont avérés du même ordre de grandeur au champ qu'en laboratoire. A l'exception de Zurich, les sepsides se sont révélés être le groupe le plus sensible, suivi par les sphaerocérideres. Ces diptères devraient être pris en

considération comme groupes tests en laboratoire, tel que cela a été proposé récemment par Blanckenhorn et al. (2013a).

La sensibilité des bousiers diffère quelque peu entre les sites (aphodiens très sensibles à Wageningen et très peu à Lethbridge), ce qui rend plus complexe l'interprétation. En général les tests en laboratoire permettent de déceler des niveaux plus faibles de sensibilité qu'une étude sur le terrain. Roembke et al. (2012) ont notamment mesuré une concentration en IVM efficace médiane (EC_{50}) de 0,16 mg/kg en poids sec pour les bousiers.

Dans le cas des organismes du sol, les tests en laboratoire sont protecteurs, c'est-à-dire que les valeurs pour lesquelles des effets sont décelables sont basses. Toutefois, des tests sur le terrain pourraient être développés, notamment sur les collemboles qui ont déjà montré une grande sensibilité à l'IVM dans ce type de situation (Jensen & Scott-Fordsmand, 2012).

Enfin, aucun test standard n'existe encore pour les staphylins et les micro-hyménoptères mais, au vu des résultats montrant une certaine sensibilité, certains de ces organismes pourraient être proposés comme espèces tests.

3. Observe-t-on un rétablissement des populations et peut-on distinguer le rétablissement interne de l'immigration ?

La mortalité de l'ensemble des sepsides au cours des quatre premières semaines suivant le traitement de l'IVM ne permet pas à la population de se renouveler à partir des excréments contaminés. Toutefois, l'état actuel des connaissances sur l'écologie des différentes espèces ainsi que sur les mouvements fins de déplacement des espèces ne permet pas d'évaluer le rétablissement des populations et encore moins de distinguer rétablissement interne et immigration. La plupart des organismes coprophiles sont très mobiles et certaines espèces telles que *Scathophaga stercoraria* colonisent les excréments dès les premières minutes après leur dépôt, indiquant une présence à proximité de l'excrément. Les connaissances sont très éparses sur la capacité des espèces coprophages à parcourir de grandes distances pour coloniser de nouveaux milieux. Il est donc extrêmement important de pouvoir clarifier les conditions d'un rétablissement de populations qui seraient affectées, notamment pour construire des modèles sur les effets à long terme des VMPs sur les organismes à l'échelle des pâturages (Brühl et al., 2012).

4. Est-ce que les mesures de réduction des risques environnementaux existantes garantissent la préservation de la faune coprophile ? Est-il possible d'utiliser des médicaments antiparasitaires tout en gérant les pâturages de manière durable ?

Les mesures de réduction des risques ne concernent généralement que les diptères et les bousiers sans prendre en compte le reste de la communauté. Les organismes du sol, considérés comme moins sensibles aux VMPs, ne sont donc pas mentionnés dans les mesures préconisées. L'efficacité de ces mesures cependant est difficile à appréhender, en raison du manque de connaissance sur la biologie et l'écologie des espèces mais surtout du manque d'études évaluant les effets de ces mesures.

L'une des mesures consisterait à inciter les éleveurs à réduire leurs traitements et consigner leurs bêtes à ce moment là (rassemblées dans un corral) pour éviter la trop grande dispersion des résidus médicamenteux dans les pâturages, avec une prise en compte du cycle des espèces que l'on pourrait qualifier de patrimoniales. La réduction de l'utilisation devrait porter essentiellement sur les périodes de l'année où la majorité des espèces se reproduisent.

Une mesure plus contraignante consisterait à demander aux éleveurs de garder les animaux à l'intérieur des bâtiments pendant les premiers jours (généralement 3 à 7 jours) qui suivent le traitement, c'est-à-dire pendant la période potentielle d'intoxication aigüe des insectes coprophages. Le problème serait le devenir des fumiers, notamment s'ils sont utilisés en épandage. Le cas se pose déjà avec les traitements effectués lors du retour des animaux à l'étable (traitements de fin d'automne et d'hiver).

Le pâturage tournant, avec déplacement des animaux d'une pâture à l'autre au cours de la saison, sans retour immédiat sur les pâturages préalablement utilisés en début de saison, est une solution élégante pour réduire le parasitisme et donc la fréquence des traitements, mais cela requiert de disposer de suffisamment d'espace. On pourrait aussi imaginer que dans les espaces protégés on n'autorise le pâturage que si les animaux ne rejettent plus de résidus médicamenteux. En France la plupart des Parcs nationaux ont inscrit dans leur charte des mesures allant vers une réduction de tels rejets médicamenteux dans leurs espaces.

En l'état actuel des connaissances, il semble difficile de proposer d'autres mesures de réduction des risques. Cependant, il apparaît évident que tout traitement systématique des animaux est à exclure ; des coprologies et/ou sérologies peuvent permettre d'identifier aisément les parasites visés et les animaux pour lesquels une prise en charge médicamenteuse est nécessaire.

Les résultats de ces études associées ont permis d'affiner les recommandations pour la mise en place de tests standards de niveau supérieur (sur le terrain) et de proposer des objectifs pour des recherches futures :

- Dans l'avenir les expérimentations sur le terrain devraient prendre en compte des excréments émis jusqu'à au moins 56 jours post-traitement.
- Il serait souhaitable d'intégrer des organismes du sol aux études de toxicité.
- Le protocole mis en place paraît convenir pour évaluer en champ les effets des VMPs sur la structure de la communauté et sur la dégradation des fèces.
- Des bases de données devraient être créées afin de collecter et centraliser les informations sur la biologie, l'écologie et la distribution des espèces non-cibles.
- De plus amples recherches devraient être menées pour comprendre les mécanismes de cause à effet entre l'IVM et les organismes du sol.
- Pour permettre la mise en place de ce type d'études dans le cadre de tests de haut niveau, un document guide (Guidance) devra être élaboré en s'appuyant de manière critique sur les protocoles utilisés.

2.7 Conclusion

Ces études écotoxicologiques de terrain ont permis de mettre en évidence la persistance de l'IVM dans l'environnement malgré une première phase rapide d'élimination de la molécule. Cette persistance à la fois dans le sol et les excréments laisse envisager sa potentielle accumulation en champ. La cinétique de dégradation de l'IVM paraît sensiblement la même selon qu'il s'agisse du traitement Pour-on ou de l'incorporation directe de la molécule dans l'excrément (spiked dung). Pendant toute la première semaine après le traitement du bétail les concentrations relevées sont restées à un niveau important, supérieur à la concentration C3 qui était déjà deux fois supérieure à la concentration maximale attendue (C2). De telles concentrations apparaissent fortement préjudiciables pour les organismes vivant en contact étroit avec les excréments. Malgré la faible diversité que nous avons mesurée lors des essais en champ, due en partie à une saison particulièrement sèche, des effets toxiques ont été décelés sur une grande diversité d'organismes. Les diptères se sont montrés sans surprise les plus sensibles, certaines familles de brachycères (Sepsidae et Sphaeroceridae) révélant des niveaux de sensibilité extrêmement hauts. Ces familles pourraient faire l'objet d'études approfondies afin d'identifier des espèces indicatrices, d'autant plus que ces taxons ont répondu de la même façon à l'IVM dans les différents pays où ont été menées les expérimentations. Des organismes de plus haut niveau trophique (principalement hyménoptères et staphylins parasites) ont également été impactés par le traitement, sans que l'on sache vraiment s'il s'agissait d'effets directs (toxicité) ou indirects (diminution des hôtes). Les résultats de ces différentes études menées en parallèle devraient permettre d'affiner les protocoles en menant des tests en laboratoire sur ces espèces montrant une grande sensibilité.

Afin d'appréhender les effets à long terme, il faudrait pouvoir évaluer l'impact des traitements à l'échelle paysagère sur les différentes populations. Toutefois, ceci est rendu presque irréalisable du fait de la grande variabilité interannuelle de la phénologie des espèces. La phénologie est étroitement liée aux conditions climatiques, ce qui rend difficile l'interprétation des traitements. Par ailleurs, les capacités de colonisation et de migration des espèces restent peu connues, ne permettant pas d'évaluer leur potentiel de rétablissement face à une perturbation. Les effets de l'IVM observés sur certains organismes tels que les Sepsidae, à l'échelle d'un excrément, entraînent très probablement au niveau d'un pâturage une diminution de la taille des populations, en particulier si le traitement concerne un grand nombre d'animaux. Des appauvrissement de communautés ont notamment été mis en

évidence suite à une diminution de la ressource due à un changement de gestion pastorale (Lumaret et al., 1992) ou à une pratique intensive de la chasse (Nichols et al., 2009). Au vu de la complexité des interactions inter- et intra-spécifiques au sein de la communauté coprophile, les effets en cascade que pourrait entraîner l'extinction d'espèces particulièrement vulnérables ne peuvent donc être mesurés et pourraient pourtant mener à une perte fonctionnelle importante (Larsen et al., 2005).

Afin d'estimer l'exposition des différents organismes de la communauté aux molécules toxiques retrouvées dans les excréments, le timing de colonisation est important. Il conditionne quels taxons vont être le plus en contact avec la molécule et quelles en seront alors les conséquences sur la suite de la colonisation car certains processus de facilitation peuvent entrer en jeu dans la bonne colonisation des fèces. Par leur activité, les premiers colonisateurs peuvent rendre un accès plus facile à la ressource pour les suivants et également augmenter le travail microbien.

En conclusion de ce chapitre, nous pouvons mieux identifier les organismes particulièrement vulnérables aux traitements parasitaires du bétail grâce à une étude concertée à grande échelle. Les traitements vétérinaires constituent l'une des perturbations les plus répandues et les plus importantes nécessitant une attention toute particulière ainsi qu'un encadrement afin d'en limiter l'usage. Bien qu'il soit encore difficile d'évaluer à plus large échelle quels sont les effets sur les populations, identifier les taxons sensibles permet d'orienter les recherches à la fois pour la mise en place de tests écotoxicologiques standards mais également pour la recherche d'indicateurs biologiques. Les populations les plus sensibles et présentant les aires de répartition les plus larges pourraient alors constituer un indicateur permettant d'évaluer le niveau de toxicité environnementale des résidus vétérinaires. Les diptères et en particulier certaines espèces de brachycères pourraient jouer ce rôle d'indicateurs.

On a vu que l'essentiel de la colonisation s'effectuait lors de la première semaine suivant le dépôt d'une bouse. La formation d'une croûte en surface constitue une barrière physique pour les organismes de petite taille tels que les diptères. Les staphylins eux aussi colonisent rapidement (dès la première semaine) les bouses et y pondent mais leurs émergences ont été plus nombreuses lorsque la colonisation s'est poursuivie pendant deux semaines consécutives, ce qui indique que l'arrivée de certaines espèces s'est poursuivie au cours de la deuxième semaine. La présence des hôtes et proies (principalement larves et pupes de diptères) est

nécessaire avant la colonisation des staphylins. Le très court cycle de vie des diptères peut expliquer également que la colonisation par les staphylins ne soit pas aussi longue qu'attendue puisque les larves et pupes ne sont déjà plus présentes dans les bouses au-delà de deux semaines. Parmi les scarabéides qui se sont développés dans les bouses (peu au total), beaucoup ont émergé de la même bouse, ce qui laisse supposer qu'un phénomène d'agrégation a pu se produire au moment de la colonisation. Des facteurs microclimatiques peuvent également s'avérer important dans le choix des déjections par les insectes. L'hétérogénéité de la colonisation entre les différents dépôts pourrait indiquer que certaines bouses étaient plus attractives que d'autres. De nombreuses pistes de recherche restent donc encore à explorer, portant en particulier sur les critères qui conditionnent la colonisation ainsi que sur les messages chimiques qui régissent les processus d'agrégation et d'exclusion.

3 Perturbations-fonctionnement

Les communautés les plus riches en espèces ou en groupes fonctionnels sont considérées comme plus stables face aux perturbations environnementales, en s'appuyant sur l'hypothèse de diversité-stabilité (Johnson et al., 1996; Hooper et al., 2005). Or, face au constat de perte générale de la biodiversité, l'attention s'est focalisée sur le rôle joué par celle-ci sur le fonctionnement des écosystèmes afin d'appréhender les conséquences fonctionnelles de l'extinction des espèces, en particulier les espèces clés de voûte (Costanza et al., 1997; Chapin et al., 2000). En effet, en altérant la structure d'une communauté, les perturbations, notamment d'origine anthropique, peuvent interrompre certains processus écologiques qui maintiennent l'intégrité de l'écosystème (Larsen et al., 2005). Les études à la fois théorique et empirique se sont donc multipliées au cours des dernières années afin de combler le manque de connaissances à ce sujet et répondre aux nouveaux questionnements que l'aspect fonctionnel soulève. Des groupes de travail comme le "Millennium Ecosystem Assessment" (MEA) et "The Economics of Ecosystems and Biodiversity" (TEEB) ont souligné la nécessité de prendre en considération le fonctionnement des écosystèmes dans le suivi des écosystèmes et en particulier dans les mesures compensatoires. Afin d'établir des plans de gestion et de conservation de ces fonctions écologiques, il est donc essentiel d'évaluer l'impact fonctionnel de certaines perturbations.

Les communautés d'organismes coprophiles sont bien adaptées à ce type d'études car une déjection dans un pâturage peut être considérée comme un micro-écosystème bien délimité (Mohr, 1943). Dans les systèmes pâturés, ces communautés participent au maintien de la fertilité en dégradant les déjections du bétail (Stevenson & Dindal, 1987; Lumaret & Kadiri, 1995). Les organismes coprophages constituent donc des entités majeures du système pâturage. Un certain nombre de perturbations exercées sur ces communautés peuvent avoir des conséquences fonctionnelles. Braga et al. (2013) ont montré que différentes fonctions écologiques des bousiers telles que la disparition des déjections, la bioturbation et la dispersion secondaire des graines étaient négativement affectées par l'intensification des perturbations d'origine anthropique. Par ailleurs, ils ont également montré l'importance de mesurer les fonctions écologiques empiriquement et non de les déduire de la structure de la communauté. Les traitements vétérinaires constituent une perturbation pouvant impacter le fonctionnement de la communauté coprophage en ralentissant la dégradation des déjections contaminées par une molécule (Roembke et al., 2010b).

L'objectif de ce chapitre est donc d'évaluer les effets de perturbations sur la vitesse de disparition des déjections. Dans une première partie, nous nous intéresserons donc aux effets non intentionnels de l'ivermectine sur la dégradation des déjections dans la région de Montpellier puis à plus large échelle. Dans un deuxième temps, en utilisant un procédé d'exclusion des insectes, nous évaluerons l'impact fonctionnel des différentes vagues successives de colonisation.

3.1 Effets non intentionnels de l'ivermectine sur le fonctionnement du système « bouse »

3.1.1 Etude montpelliéraine

3.1.1.1 Introduction

Les effets des traitements vétérinaires utilisant des lactones macrocycliques ont été évalués et ont fait l'objet d'une synthèse (Lumaret et al., 2012). L'utilisation de la doramectine se traduit par un faible impact fonctionnel puisque certaines études n'ont révélé aucun effet (Suarez et al., 2003; Suarez et al., 2009) bien que d'autres travaux ont révélé un ralentissement des processus de dégradation des bouses (Floate et al., 2002). Un tel ralentissement a été également observé après un traitement du bétail à l'éprinomectine. Par contre Suarez et al. (2009) n'ont pas observé d'effet significatif de la moxidectine sur la dégradation des déjections. Il apparaît de la sorte que les différents traitements vétérinaires n'entraînent pas les mêmes effets sur les processus de disparition des bouses.

La molécule la plus largement utilisée à travers le monde comme antiparasitaire est l'ivermectine, ce qui en fait la molécule de référence pour un grand nombre d'études écotoxicologiques. Toutefois, bien que la majorité des études aient mis en évidence des effets négatifs de l'IVM sur la structure des communautés coprophiles et coprophages (cf chapitre précédent), l'impact fonctionnel de cette molécule est plus difficile à appréhender. Des résultats contradictoires ont été publiés. Pour certains auteurs on assiste à une réduction de la vitesse de dégradation des déjections (Wall & Strong, 1987; Sommer & Bibby, 2002) tandis que pour d'autres aucun effet n'a pu être mis en évidence (Jacobs et al., 1988; McKeand et al., 1988; Dimander et al., 2003). Pour un même site mais à des périodes différentes, Iglesias et ses collègues ont montré que l'IVM limitait la dégradation des déjections en automne mais pas au printemps (Iglesias et al., 2006; Iglesias et al., 2011). Cela indique que les effets de la molécule sur la dégradation dépendent des conditions biotiques et abiotiques et qu'il est, par conséquent, difficile de prévoir la direction et l'amplitude des effets.

Nous avons donc mis en place une expérimentation avec un protocole standard afin de suivre la vitesse de dégradation des déjections en fonction des concentrations en IVM qu'elles contiennent. Pour cela, comme dans le précédant chapitre, deux types de traitement ont été mis en place (traitement classique des animaux en Pour-on, et d'autre part incorporation directe de la molécule dans les déjections pour atteindre la valeur de concentration voulue).

3.1.1.2 Matériel et méthodes

Le site d'étude, le bétail ainsi que les traitements mis en place sont les mêmes que ceux décrits dans le chapitre précédent (cf 2.3.1-5) afin de permettre le suivi de la disparition des déjections en parallèle avec le suivi des émergences des insectes. Différentes sortes de bouses ont été déposées simultanément sur le terrain pour tester les effets de l'IVM sur le fonctionnement du système :

- 5 modalités dans le cas du traitement Pour-on des animaux : dépôts de bouses témoins (excrément recueilli avant le traitement) et de bouses dont la matière a été prélevée aux jours 3, 7, 14 et 28 après le traitement) ;

- 5 modalités dans le cas d'une incorporation directe de l'IVM dans la bouse (spiked dung) : dépôts de bouses témoins, bouses avec solvant (mais évaporé avant le dépôt), bouses contenant de l'IVM aux concentrations C1, C2 et C3.

3.1.1.2.1 Pour-on

Cent vingt-cinq dépôts de bouses reconstituées, chacune d'un kg (poids frais) en moyenne, ont été effectués en ligne le 9 mai 2011 tous les 2 mètres au minimum le long de la clôture délimitant une pâture occupée par des bovins, dans la continuité du linéaire précédemment mis en place pour notre étude sur la structure. Les mêmes cinq traitements (témoin, Jour+3, J+7, J+14 et J+28) ont été distribués suivant cette séquence qui a été répliquée. Pour retrouver facilement ces bouses destinées à être suivies pendant plusieurs mois, celles-ci ont été étiquetées et placées sur des grillages plastifiés de maille de 2x2 cm permettant le passage des insectes. Au total 25 dépôts ont été réalisés par traitement.

3.1.1.2.1 Spiked

Cent vingt-cinq bouses pesées et calibrées, chacune d'un kg (poids frais) en moyenne, ont également été disposées le 9 mai 2011 sur le terrain en alternance avec les dépôts Pour-on. Au total 25 bouses par modalité ont été installées (témoin, témoin acétone, C1, C2 et C3) de manière à pouvoir récupérer ultérieurement pour chaque modalité 5 bouses de chaque

modalité à 5 périodes successives (1, 2, 6, 9 et 13 mois après le dépôt) (suivi de la disparition des bouses en fonction du temps).

3.1.1.2.2 Suivi fonctionnel

5 dates de prélèvement des bouses déposées sur le terrain ont été programmées (1, 2, 6, 9 et 13 mois après le dépôt initial) et à chaque fois cinq bouses pour chacun des traitements ont été récupérées. Ces bouses desséchées ont été placées individuellement dans des sacs en plastique identifiés, ramenées au laboratoire, pesées puis broyées en fines particules dans un mixeur afin d'homogénéiser l'ensemble. Des échantillons de 150 g de chaque bouse prélevée ont été installés dans une étuve ventilée jusqu'à dessiccation complète (24 h à 100 °C). Un sous-échantillon sec de 50 g pour chaque dépôt a ensuite été pyrolysé à 500 °C pendant 12 h. La matière minérale obtenue après pyrolyse correspondait à la part minérale de la bouse (a priori relativement constante depuis son dépôt) à laquelle s'étaient rajoutées des particules de sol qui ont été incorporées intimement au cours du temps à la bouse initiale du fait de l'activité biologique (activité des insectes fousseurs, turricules de vers ...). La teneur minérale globale représente majoritairement l'incorporation de ces particules de sol ; la teneur est calculée par rapport au poids sec du dépôt ($\% \text{ minéral} = 100 \times \text{masse de cendres du dépôt} / \text{masse sèche du dépôt}$). La masse de cendres a également servi pour calculer la perte de matière organique sèche (MO) telle qu'on le fait plus classiquement en la soustrayant à la matière sèche totale de l'échantillon. Ce pourcentage de matière sèche résiduelle est celui qui est régulièrement utilisé en tant qu'indicateur simple de la dégradation. Le pourcentage de MO restante, quant à lui, a été calculé par rapport à la quantité de MO initiale de chaque bouse déposée ($\% \text{ MO restante} = 100 \times \text{masse de MO initiale sèche du dépôt} / \text{masse de MO sèche restante du dépôt}$ (à 1, 2, 6, 9 ou 13 mois après le dépôt initial)).

3.1.1.2.3 Analyses statistiques

Le fonctionnement du système soumis à un stress (bouses contenant des quantités variables d'IVM) a été évalué en suivant l'évolution de trois paramètres : le pourcentage de matière sèche résiduelle dans les bouses au cours du temps ; le pourcentage de MO restante et la teneur minérale au cours du temps et en fonction du traitement. Une ANCOVA a été réalisée sur ces différentes mesures en fonction (1) du temps passé en champ depuis le dépôt

et (2) du traitement (teneur en IVM). En cas de significativité, une comparaison multiple de Mann-Whithney (MW) a été effectuée.

3.1.1.3 Résultats

3.1.1.3.1 Fonctionnement Pour-on

Une manière d'évaluer les perturbations de fonctionnement du pâturage étudié a consisté à mesurer au cours du temps la vitesse de disparition de séries de bouses déposées sur le terrain (bouses témoins et bouses contenant des quantités initiales connues d'IVM). On a suivi pendant 13 mois les variations de la masse des bouses (poids sec) et de celle de leur matière organique (MO) sèche résiduelle, ainsi que les variations de leur teneur minérale.

3.1.1.3.1.1 Variation au cours du temps de la masse résiduelle des bouses

Pour tous les traitements et quelle que soit la concentration en IVM initiale, la quantité de matière sèche résiduelle s'est révélée plus importante un mois après le dépôt des bouses que ce qu'elle était à l'origine (Fig. 32). Toutes les courbes obtenues montrent ce pic très net et significatif, qui s'atténue rapidement par la suite, avec des courbes dont la pente varie au cours du temps. Le plateau observé pour tous les traitements entre le deuxième et le cinquième mois qui a suivi le dépôt des bouses coïncide avec la saison chaude et sèche estivale (fig. 4) (période allant de juillet à octobre), ce qui a entraîné un ralentissement de la disparition des bouses (exprimée en poids de matière sèche). Les précipitations automnales ont permis la reprise et une accélération de cette dégradation. Aucun effet significatif du traitement n'a pu être mis en évidence.

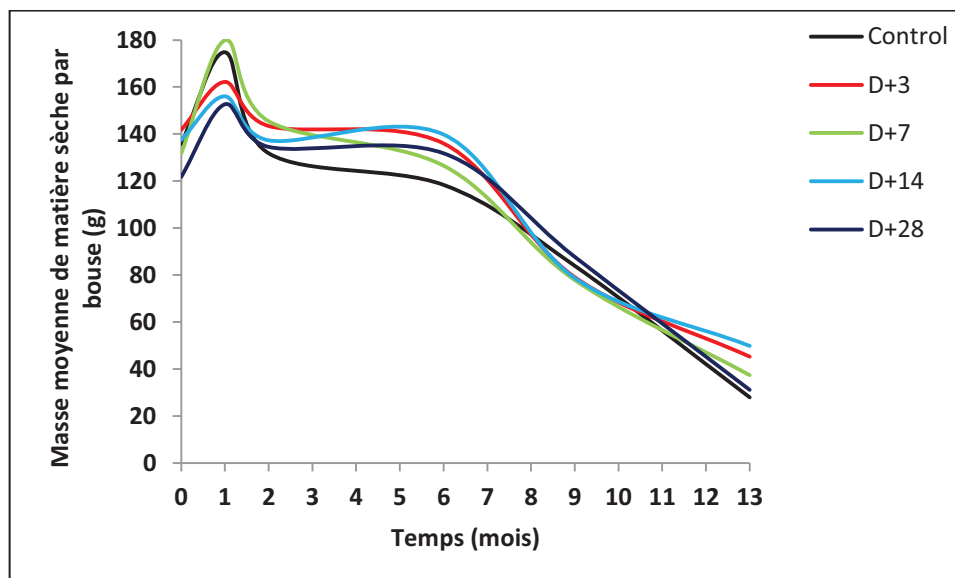


Figure 32: Variation au cours du temps de la masse résiduelle des bouses (exprimée en matière sèche), en fonction du traitement initial (concentration initiale d'IVM) et du temps depuis leur dépôt sur le terrain. Les données correspondent à une valeur moyenne pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.

3.1.1.3.1.2 Variation au cours du temps de la perte de MO des bouses déposées sur le terrain (pourcentage de MO par rapport à la quantité initiale)

Une ANCOVA réalisée sur les variations de MO sèche résiduelle en fonction du temps et des traitements a seulement permis de mettre en évidence un effet significatif du temps à partir de la date initiale de dépôt ($F = 470,180$; $p < 0,001$). Ni la teneur initiale en IVM (traitement) ($F = 1,897$; $p = 0,115$) ni l'interaction temps-traitement n'a montré d'effet significatif ($F = 0,709$; $p = 0,588$) (Fig. 33). Les pentes des courbes de disparition de la MO pour les divers traitements ne sont donc pas significativement différentes.

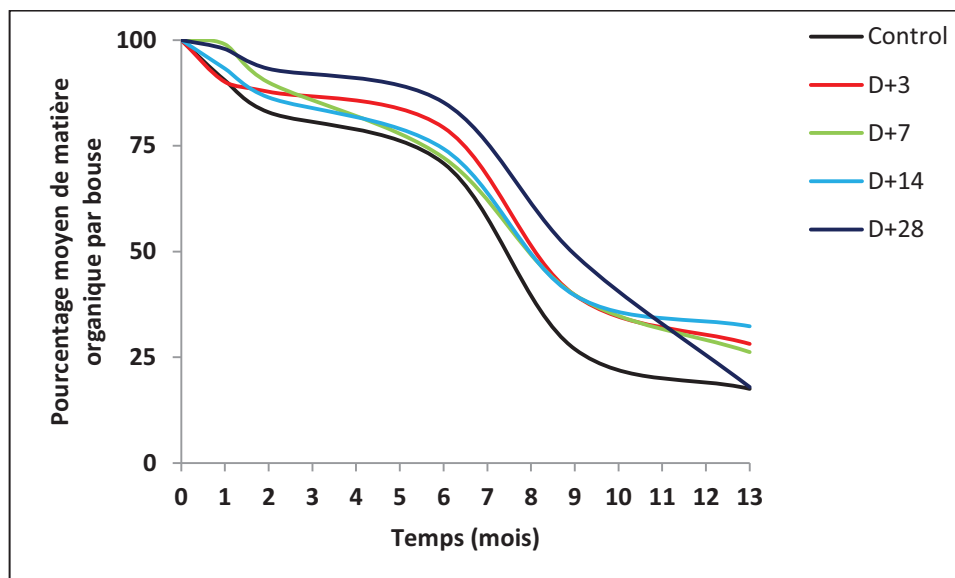


Figure 33: Diminution au cours du temps de la quantité de MO des bouses (exprimée en pourcentage par rapport au dépôt initial ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du traitement (teneur initiale d'IVM). Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.

3.1.1.3.1.3 Variation au cours du temps de la teneur minérale des bouses déposées

L'augmentation de la teneur minérale des bouses est très importante au cours du premier mois qui suit leur dépôt, avant de se stabiliser. Cette teneur augmente à nouveau rapidement à partir du 6^{ème} mois dans le cas des bouses témoins. Une ANCOVA montre un effet significatif de l'interaction entre le traitement initial (IVM) et le temps ($F = 3,088$; $p = 0,019$) sur la variation de la teneur minérale des bouses déposées. La variable temps prise isolément a également un effet significatif sur la teneur en matières minérales ($F = 34,529$; $p < 0,001$), contrairement à la variable traitement ($F = 2,162$; $p = 0,079$). L'augmentation de la teneur minérale des bouses après neuf mois était significativement plus importante dans le cas des bouses témoins comparées à celles contenant de l'IVM (3, 7 et 28 jours post-traitement) (MW: $p < 0,05$) (Fig. 34).

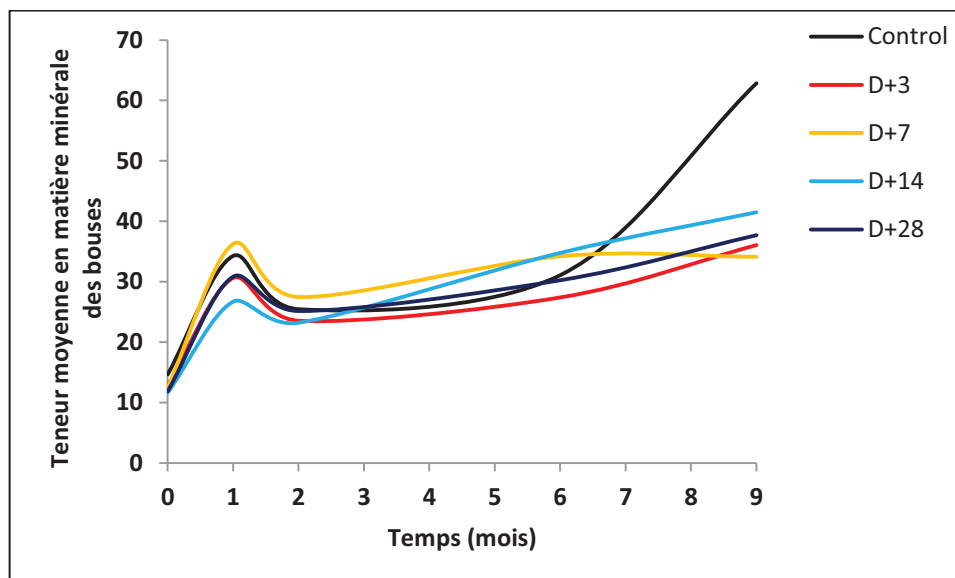


Figure 34: Variation au cours du temps de la teneur minérale des bouses en fonction de leur teneur initiale en IVM (traitement) et du temps depuis leur dépôt. Les données ont été ramenées à une moyenne pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de l'évolution de cette teneur minérale.

3.1.1.3.2 Fonctionnement spiked

Evaluer le fonctionnement dans le site étudié a consisté à mesurer l'évolution au cours du temps de la masse résiduelle de matière sèche des bouses déposées sur le terrain et de leur teneur en matières minérales ainsi que de la masse de la matière organique (MO).

3.1.1.3.2.1 *Variation au cours du temps de la masse de matière sèche résiduelle des bouses*

Quelle que soit la modalité de traitement considérée, la masse sèche des bouses a augmenté au cours du premier mois qui a suivi leur dépôt sur le terrain (Fig. 35). Ce pic a été suivi par une diminution de la masse puis par un plateau entre les mois 2 à 5 (entre juillet et octobre, période qui correspond à la sécheresse estivale) où la dégradation des bouses s'est trouvée ralentie. La perte de matière a repris avec l'arrivée des précipitations automnales avec, dans le cas des modalités "contrôle acétone" et "C2", un ralentissement pendant l'hiver que l'on ne retrouve pas pour les autres modalités (Fig. 35).

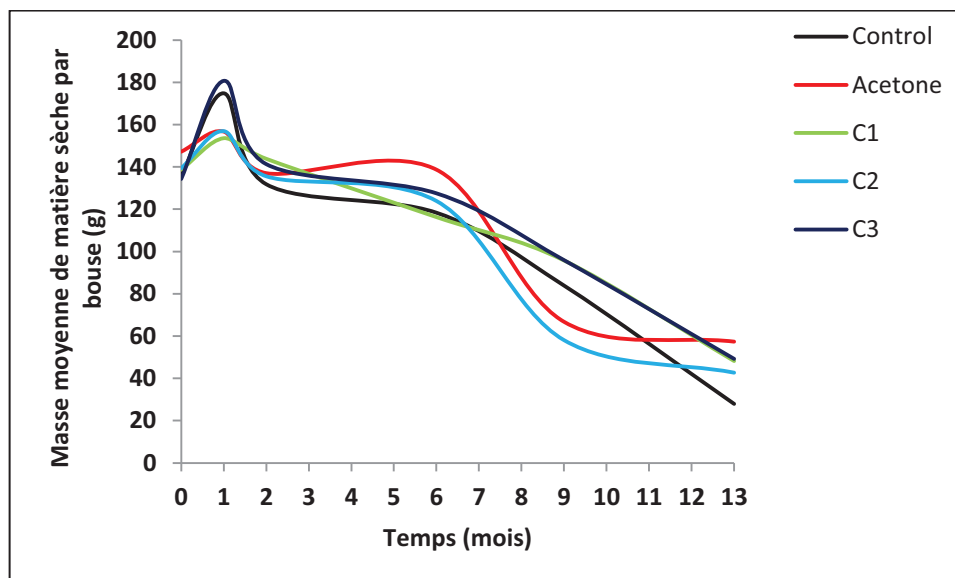


Figure 35: Variation au cours du temps de la masse de matière sèche restante des bouses en fonction de leur traitement et du temps (en mois) passé sur le terrain depuis la date initiale de leur dépôt. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de disparition des bouses en fonction des traitements

3.1.1.3.2.2 Variation au cours du temps du pourcentage de MO résiduelle des bouses

Une ANCOVA réalisée sur le pourcentage de MO résiduelle des bouses montre un effet significatif du temps passé sur le terrain ($F = 379,023$; $p < 0,001$) mais pas d'effet de la teneur initiale en IVM ($F = 0,730$; $p = 0,573$) ni une interaction entre le temps et les modalités de traitement ($F = 1,092$; $p = 0,363$) (Fig. 36).

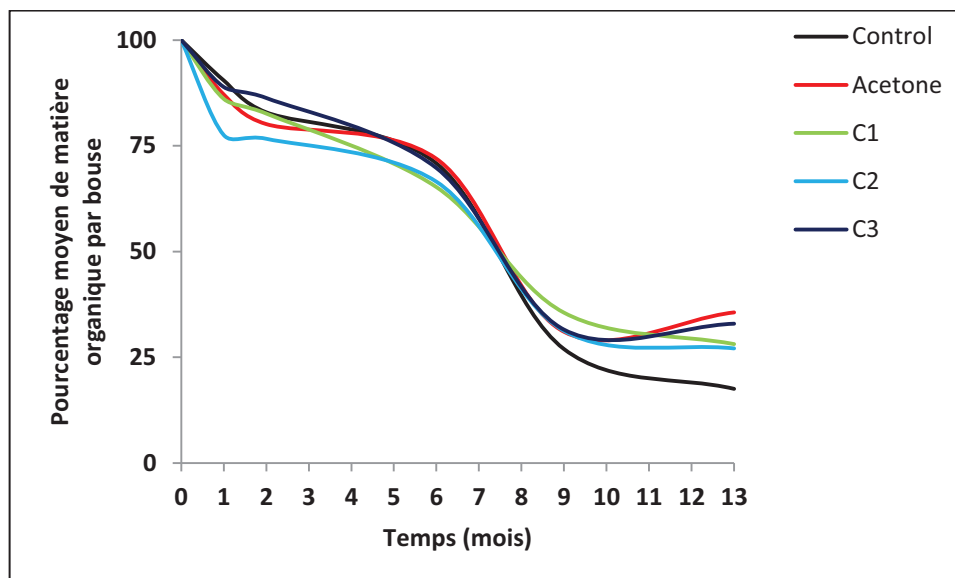


Figure 36: Diminution au cours du temps du pourcentage de MO (matière sèche) des bouses en fonction de des modalités de traitement. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.

3.1.1.3.2.3 Variation au cours du temps de la teneur minérale des bouses déposées

Dans les bouses témoins, C1 et C2, la teneur en cendres augmente significativement au cours du premier mois avant de se stabiliser pour augmenter à nouveau à partir du 7^{ème} mois. L'ANCOVA montre un effet significatif du temps passé depuis le dépôt initial de bouse ($F = 44,204$; $p < 0,001$) mais pas un effet du traitement ($F = 1,574$; $p = 0,187$) ni de l'interaction entre le temps et les modalités de traitement ($F = 2,232$; $p = 0,071$) (Fig. 37).

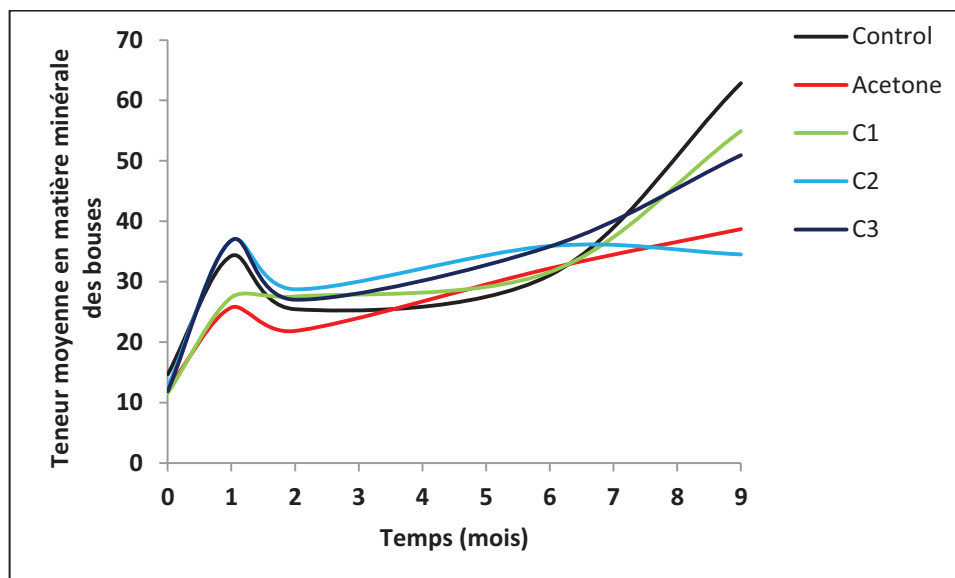


Figure 37: Variation au cours du temps de la teneur en matières minérales des bouses en fonction des traitements. Les données ont été moyennées pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de son évolution en fonction des traitements

3.1.1.4 Discussion et conclusion

3.1.1.4.1 Pour-on

Contrairement à ce qui était attendu, la vitesse et l'intensité de la dégradation des bouses ont peu été modifiées par le fait qu'elles contenaient ou non de l'IVM, ce qui montre bien la difficulté d'évaluer les effets directs d'une perturbation sur le fonctionnement d'un système écologique, en raison sans doute de la grande variabilité des micro-conditions environnementales (Iglesias et al., 2011). Toutefois cela reste possible, Roembke et al. (2010b) ayant montré que la dégradation des bouses sur le terrain dépendait significativement de la présence ou non d'IVM dans celles-ci, entraînant une diminution du nombre de larves de diptères et de bousiers. Sous climat méditerranéen, les scarabéides coprophages sont les principaux agents d'élimination des déjections du bétail (Lumaret & Kirk, 1991; Lumaret et al., 1992). Or les bousiers adultes, qui contribuent majoritairement à cette élimination, sont moins sensibles que leurs larves à l'IVM. Dans ces conditions, malgré la présence d'IVM dans les bouses, les insectes adultes ont continué à manipuler cette matière, à l'enfouir et, du fait de ce brassage, à les ensemercer avec des microorganismes du sol, lesquels assureront à terme la minéralisation de la matière fécale. Dans ces conditions il est logique que la présence

d'IVM dans les bouses ne paraisse pas avoir eu d'effet sur leur dégradation immédiate et même ultérieure, tout le devenir des bouses se jouant au cours des premiers jours qui suivent leur dépôt (Lumaret & Kadiri, 1995). Toutes les fonctions que nous avons mesurées apparaissent ainsi préservées dans l'immédiat. Cependant, comme le développement des larves de nombreux invertébrés est affecté par l'IVM, ce sont des effets à plus long terme qu'il conviendrait de suivre sur plusieurs années (diminution des effectifs de certaines espèces, par exemple). Ces effets à moyen et long terme sont difficilement quantifiables sur un laps de temps court. Dans la guilda des paracoprides, les adultes enfouissent des pelotes fécales, contribuant ainsi à la dégradation immédiate des bouses par prélèvement de matière et trituration, alors que leurs larves doivent se développer à l'intérieur de ces pelotes qui peuvent contenir des VMPs éventuellement toxiques, le taux de mortalité des larves dépendant alors de la concentration effective (Lumaret et al., 2012). Une communauté d'organismes coprophages composée d'une grande diversité de fousseurs rendrait donc difficile l'évaluation d'un VMP sur la dégradation des excréments. L'impact de l'activité des insectes sur le fonctionnement à long terme ne peut être quantifié de cette manière car les conditions environnementales, en particulier climatiques, influencent largement la dégradation. Les conditions spécialement sèches du printemps 2011 ont réduit à la fois l'activité des bousiers et la vitesse de dégradation. Habituellement, la disparition totale des déjections des bovins se fait en moins de six mois dans les régions tempérées et surtout lors des saisons humides (Aarons et al., 2004; Lee & Wall, 2006; Cruz et al., 2012) ; sous climat méditerranéen cela demande environ 18 mois (Lumaret & Kadiri, 1995). La sécheresse réduit l'attractivité des déjections et raccourcit le temps de colonisation (formation rapide d'une croûte), ce qui se traduit par un nombre plus faible d'insectes qui s'y développent (moindre émergence), même en absence d'IVM. D'après Beynon et al. (2012), en l'absence de perturbations la décomposition des déjections à court terme n'est pas influencée par la richesse spécifique ; en cas de traitement du bétail, le fonctionnement est assuré grâce à la différence de sensibilité des espèces à la molécule. Parmi les fousseurs, la redondance fonctionnelle des espèces permet d'assurer une dégradation « normale » des bouses malgré la forte sensibilité de quelques espèces comme *Onthophagus similis* (Beynon et al., 2012).

Concernant la teneur minérale des bouses, le pic que nous avons mis en évidence après un mois de dépôt sur le terrain confirme le fait que, dès les premiers jours ou semaines, des particules de sol (à très haute teneur minérale) sont excavées par les insectes qui creusent leurs nids pédotrophiques, les déblais se retrouvant incorporées finement à la bouse qui est

encore fraîche (transfert vertical) (Brown et al., 2010). Les vers de terre font de même, mais plus tard et lorsque l'humidité du sol le permet. L'activité fouisseuse des bousiers ou des vers de terre contribue de la sorte à augmenter l'infiltration d'eau dans le sol et à réduire le lessivage (Blanchart et al., 2004; Brown et al., 2010). En enfouissant leurs pelotes fécales à différentes profondeurs dans le sol, les bousiers participent aussi à l'intégration de cette matière organique, augmentant la teneur en azote des sols (Rodriguez et al., 2005). Notre étude est la première pour le suivi sur le long terme des variations de la teneur minérale des déjections animales associées à leur incorporation dans le sol. Les scarabéides coprophages ont été proposés comme taxon d'intérêt parmi les invertébrés pour les recherches sur la biodiversité et pour la conservation, en particulier dans des contextes perturbés (Spector, 2006; Gardner et al., 2008). Les grands bousiers fouisseurs et les vers de terre peuvent rentrer dans la catégorie des organismes ingénieurs car ils affectent directement et indirectement la disponibilité des ressources en modifiant l'environnement physique (Jones et al., 1994; Lavelle et al., 1997). Par leur activité ils sont les principaux responsables de l'incorporation de particules minérales dans les déjections (O'Hea et al., 2010). L'activité de transport vertical de matière (minérale et organique) assurée par les fouisseurs déplace vers la matière fécale des champignons telluriques et des microorganismes du sol, contribuant puissamment à la minéralisation de cette matière organique (Breymer et al., 1975; Lussenhop et al., 1980). Braga et al. (2013) ont également montré que les grands fouisseurs avaient une bonne capacité de dispersion des grosses graines, en particulier en milieu tropical où l'humidité du sol est favorable.

Nos résultats portant sur les variations de la teneur minérale des bouses au cours du temps indiquent que cette mesure pourrait être utilisée plus régulièrement qu'elle ne l'est actuellement, les mesures les plus courantes portant surtout sur la quantification de la matière organique. La confirmation de ces premiers résultats pourrait permettre de mettre en place un indicateur de l'incorporation des matières minérales dans les déjections animales. Il s'agirait d'un indicateur indirect de l'activité biologique : plus l'activité des organismes fouisseurs est grande, plus l'incorporation de matières minérales est forte.

3.1.1.4.2 Spiked

Les conditions de sécheresse au moment du dépôt des bouses sur le terrain n'étaient pas favorables à leur rapide dégradation du fait de la faible activité des insectes et la formation prématurée d'une croûte, barrière à la fois olfactive et physique.

En l'absence d'impact observable de l'IVM sur le taux de dégradation des dépôts, les éléments de discussion de cette partie sont sensiblement les mêmes que ceux développés dans le cas du traitement classique (Pour-on). Les effets non immédiatement détectables sur le fonctionnement pourraient avoir des effets à plus long terme, notamment du fait que les larves soient plus sensibles aux traitements les adultes.

3.1.2 Synthèse de l'expérimentation multi-sites

Afin d'établir un protocole standard capable d'évaluer les effets des traitements vétérinaires sur la vitesse de disparition des déjections, des expérimentations similaires ont été menées dans quatre pays différents, avec le même objectif et des protocoles assez semblables. L'objectif de cette standardisation est de pouvoir évaluer les impacts de certains produits vétérinaires sur le fonctionnement du système déjection lors des démarches de demande d'autorisation de mise sur le marché de ces molécules ou préparations.

3.1.2.1 Matériel et méthodes

3.1.2.1.1 Protocole

Dans les mêmes sites décrits précédemment (Montpellier, Zurich, Wageningen et Lethbridge) (cf 2.6.2.1 p. 78), le même protocole de suivi des déjections a été mis en place. Les cinq dates de prélèvement des déjections au cours de leur dégradation ont été ajustées en fonction de la vitesse de disparition dans les différents sites (jusqu'à 6-7 mois pour Zurich et Wageningen, jusqu'à 13 mois pour Lethbridge et Montpellier).

3.1.2.1.2 Statistiques

La dégradation des déjections au cours du temps a été analysée de deux manières. Dans un premier temps, une estimation de la meilleure fonction (linéaire, quadratique, cubique, exponentielle et logarithmique) correspondant aux données a été effectuée par ajustement des modèles grâce au coefficient de régression R^2 et à la valeur d'AIC (Akaike Information Criterion) (Résultats non exposés). Dans un deuxième temps, pour tester les effets des différents traitements d'ivermectine et l'influence des sites, une ANCOVA a été effectuée sur la masse sèche des déjections en fonction du temps, de la concentration d'ivermectine (variable continue), du site (facteur fixe) et de leurs interactions. L'ANCOVA était appropriée puisque la régression linéaire s'est révélée être un bon modèle.

3.1.2.2 Résultats

Les profils de disparition des déjections étaient très similaires à Wageningen et à Zurich avec une dégradation totale en moins de 8 mois (Fig. 38). La disparition des déjections

a été plus lente à Montpellier et à Lethbridge puisqu'après 13 mois la dégradation n'était pas achevée. Alors qu'au terme de l'expérience (13 mois) il restait seulement 17% de la quantité initiale de bouse déposée à Montpellier, 55% n'avaient pas encore disparu de la surface du sol à Lethbridge (Canada).

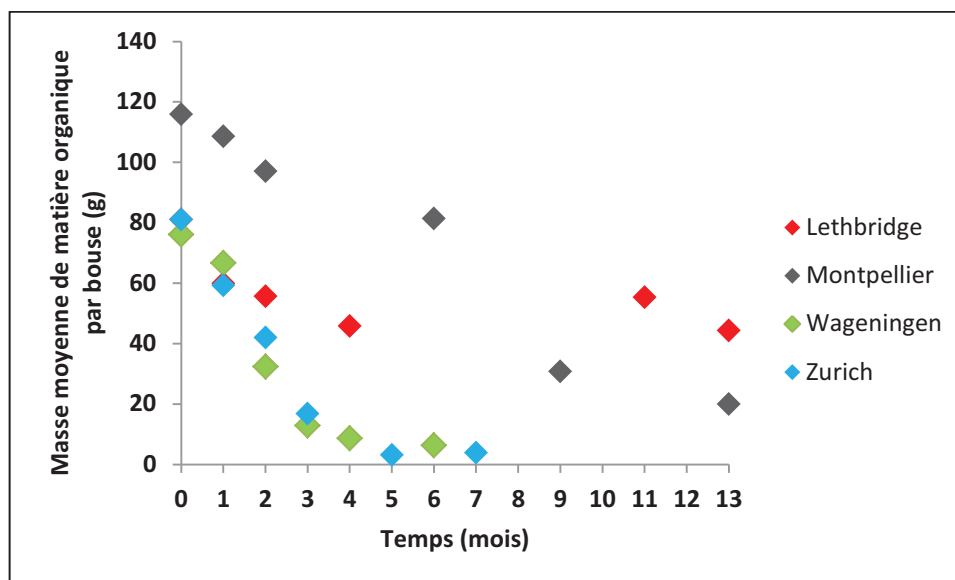


Figure 38: Evolution au cours du temps de la quantité de MO des bouses non contaminées (témoin) (exprimée en grammes ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du site d'étude. Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque site et chaque date de collecte.

Les résultats individuels de chaque site obtenus grâce à des ANCOVA n'ont pas révélé d'effet significatif de l'ivermectine ni de l'interaction de l'ivermectine avec le temps passé sur le terrain sur la dégradation de la matière organique sèche des déjections. En prenant l'ensemble des données, l'ANCOVA a par contre révélé des effets significatifs du temps, du site et de leur interaction (Tableau 5) mais pas de l'interaction entre le temps et la concentration en ivermectine. La présence d'ivermectine dans les bouses n'a donc pas entraîné de retard significatif de dégradation, quelque soit la concentration en ivermectine des déjections. Les différences de dégradation entre les sites sont illustrées grâce aux courbes des différents traitements pour chaque site (Fig. 39).

Tableau 5: Résultats de l'ANCOVA réalisée sur la masse de matière organique sèche en fonction du site, du temps passé sur le terrain, de la concentration initiale en ivermectine des déjections et de leurs interactions respectives. Les interactions non significatives ont ensuite été retirées du modèle afin de ne conserver que les variables significatives.

Source	Somme des carrés	DDL	Carré moyen	F	Pr(> t)
Modèle corrigé	475006,75	15	31667,12	155,52	0
Interception	454406,86	1	454406,86	2231,62	<0,001
Site	47240,24	3	15746,75	77,33	<0,001
Mois	96460,22	1	96460,22	473,72	<0,001
Ivermectine	100,69	1	100,69	0,49	0,482
Site*Ivermectine	622,50	3	207,50	1,02	0,384
Site*Mois	54246,02	3	18082,01	88,80	<0,001
Mois*Ivermectine	43,67	1	43,67	0,21	0,643
Site*Mois*Ivermectine	126,77	3	42,26	0,21	0,891
Erreur	108326,86	532	203,62		
Total	1831994,65	548			
Total corrigé	583333,61	547			
Modèle corrigé	471068,24	8	58883,53	282,71	0
Interception	801855,59	1	801855,59	3849,81	<0,001
Site	96694,33	3	32231,44	154,75	<0,001
Mois	195444,8	1	195444,8	938,35	<0,001
Ivermectine	1014,39	1	1014,39	4,87	0,028
Site*Mois	93441,36	3	31147,12	149,54	<0,001
Erreur	112265,36	539	208,28		
Total	1831994,65	548			
Total corrigé	583333,61	547			

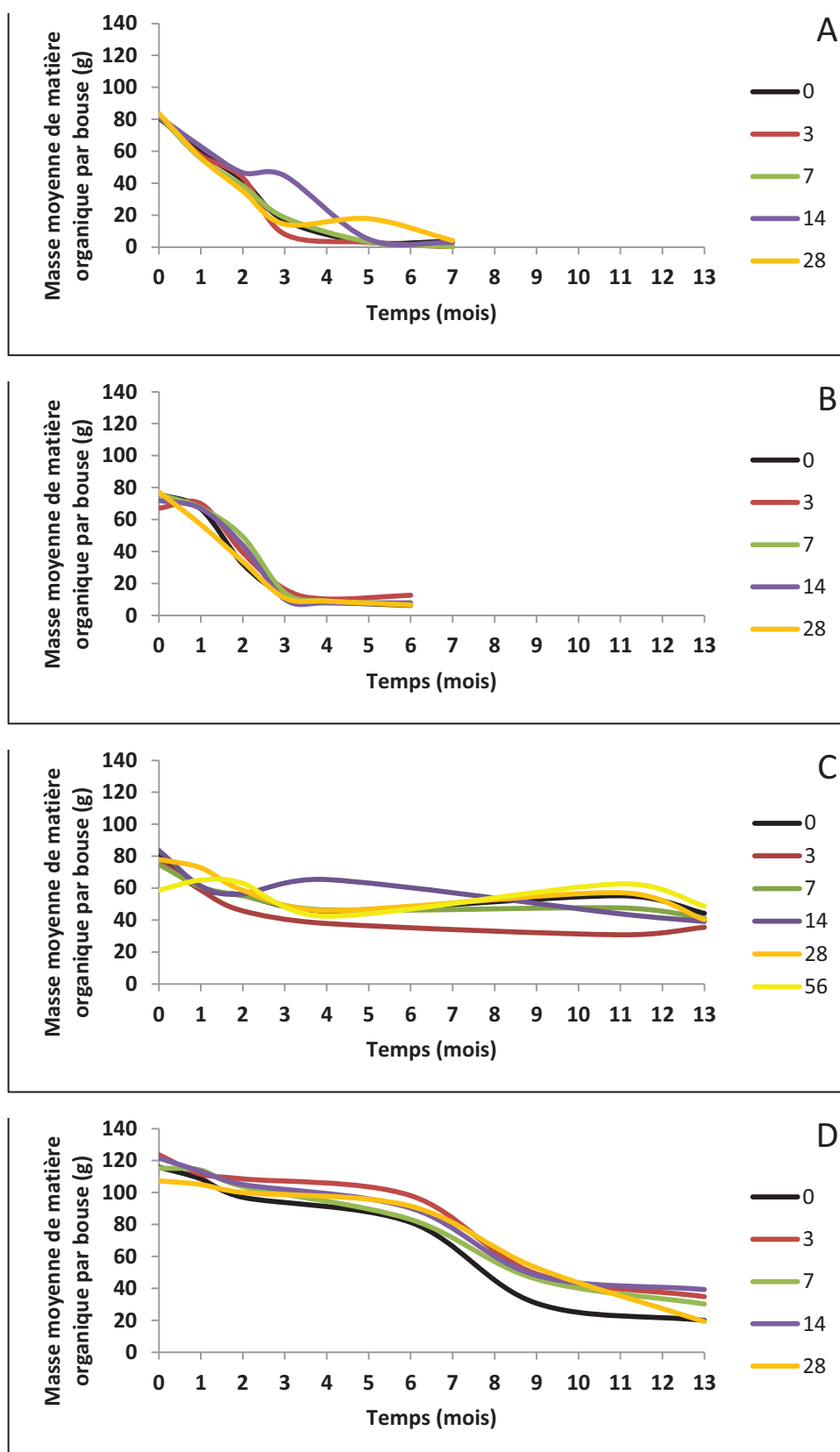


Figure 39: Diminution au cours du temps de la masse de MO des bouses (exprimée en grammes ; valeurs ramenées en poids sec) en fonction du temps de dépôt sur le terrain et du traitement (teneur initiale d'IVM) pour a) Zurich, b) Wageningen, c) Lethbridge et d) Montpellier. Les valeurs sont des moyennes obtenues pour chaque traitement et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.

3.1.2.3 Discussion

Contrairement aux prévisions et malgré les effets notables de l'ivermectine sur les arthropodes observés lors du chapitre précédent, l'effet immédiat de cette molécule ne s'est pas avéré significatif sur la disparition des déjections sur l'ensemble des sites d'étude. Nos résultats indiquent qu'apparemment l'ivermectine n'induit pas systématiquement un ralentissement de la dégradation des déjections. Ce processus de dégradation n'est pas seulement fonction de l'activité apparente des insectes mais plutôt le résultat de nombreux facteurs combinés. Le régime alimentaire du bétail influe sur la teneur en eau des bouses, ce qui conditionne leur forme et leur consistance et donc leur vitesse de dessiccation. Cette teneur en eau peut influencer sur la dégradation des déjections puisqu'elle détermine l'attractivité des bouses vis-à-vis des insectes, les taux d'activité microbienne ainsi que le morcellement induit par la pousse des plantes sous les déjections. Dans les climats tempérés (comme Zurich et Wageningen), l'absence d'effet du traitement indique que la dégradation des déjections, au moins dans les derniers stades, est davantage fonction de l'activité des vers, rarement affectés par l'ivermectine, et de leur détérioration physique plutôt que de la dégradation par les insectes coprophages. Les conditions climatiques au moment du dépôt ont sûrement influencé les résultats des études sur certains sites en déterminant l'abondance de groupes importants d'insectes coprophages (comme à Montpellier et à Lethbridge). En effet, à Lethbridge, la communauté de bousiers était principalement composée d'aphodiens dont les espèces sont de plus petite taille et contribuent de manière moins active à la dégradation mécanique. La présence d'IVM dans les bouses a principalement affecté les diptères (en particulier les petites espèces) qui sont moins efficaces que les bousiers pour dégrader les déjections (Wu & Sun, 2010). Les mouches ne pénètrent pas au cœur des déjections en creusant des galeries et ne peuvent donc pas inoculer les microorganismes édaphiques responsables de la minéralisation des bouses. Evaluer l'effet des traitements sur le fonctionnement ne permet donc pas de déceler dans l'immédiat leurs effets potentiels sur la structure des communautés coprophiles. Par ailleurs, les larves correspondent souvent au stade le plus vulnérable aux traitements (en comparaison avec le stade imaginal) (Lumaret et al., 2012). Or les larves, chez les fouisseurs par exemple, ne participent pas à la dégradation en surface des déjections puisque ce sont les adultes, souvent non affectés, qui enfouissent des pelotes fécales dans lesquelles elles se développent. Bien que les paracoprides (notamment les grosses espèces) influencent fortement le processus de dégradation (Yokoyama et al., 1991a; Yokoyama et al., 1991b; Yokoyama & Kai, 1993; Bang et al., 2005), le suivi fonctionnel des déjections (perte de matière organique) ne permet donc pas d'évaluer l'impact des traitements vétérinaires sur ces

espèces, à moins que la molécule tue immédiatement les insectes adultes au fur et à mesure de leur arrivée (cas du dichlorvos longtemps utilisé comme antiparasitaire chez le cheval, par exemple ; (Lumaret, 1986)). Les effets à long terme sur les populations de paracoprides apparaissent de la sorte sous-estimés, les effets ne se faisant sentir que sur la génération suivante. La non significativité des traitements sur l'ensemble des sites révèle la limite d'une approche uniquement fonctionnelle et incite à la prudence quant à son utilisation et à son interprétation.

3.2 Contribution des vagues successives d'insectes coprophiles à la dégradation des bouses dans un écosystème pâturé

3.2.1 Introduction

Les successions hétérotrophiques rassemblent un grand nombre d'organismes différents qui interagissent entre eux. La colonisation des déjections animales peut être considérée comme un bon modèle pour étudier le phénomène de facilitation au cours d'une succession, les colonisateurs plus tardifs pouvant bénéficier de l'activité des précédents (Connell & Slatyer, 1977). Dans les régions tempérées, les bouses sont colonisées par les espèces de diptères (Sciaridae, Scatopsidae, Cecidomyiidae, Phoridae, Sepsidae, Sphaeroceridae and Empididae) immédiatement après leur dépôt, suivies rapidement par les bousiers (Hydrophilidae, Geotrupidae and Scarabaeidae (Scarabaeinae and Aphodiinae)) puis par les prédateurs (Histeridae, Staphylinidae, Hymenoptera, Acari) qui arrivent plus tardivement (Mohr, 1943; Koskela & Hanski, 1977). La présence des bousiers peut indirectement favoriser la dégradation des déjections en augmentant leur attractivité pour les colonisateurs suivants (Holter, 1979). En fonction de l'âge de l'excrément, sa dégradation dépend aussi des interactions entre les diptères et les coléoptères coprophages (Wu & Sun, 2010). Les prédateurs quant à eux peuvent entraver l'action des coprophages et indirectement influencer sur les processus de dégradation (Wu et al., 2011). Ces interactions sont souvent complexes puisque les prédateurs peuvent bénéficier de l'activité des bousiers fouisseurs dont le réseau de galeries permet d'atteindre plus facilement les proies potentielles (Hammer, 1942).

Dans les écosystèmes pâturés, le recyclage des déjections animales favorise la fertilité et la productivité des pâtures (Stevenson & Dindal, 1987). L'exclusion artificielle des insectes par des grillages à mailles fines diminue la vitesse de dégradation des bouses, ce qui démontre le rôle primordial joué par ces organismes (Holter, 1979; Lumaret & Kadiri, 1995). Lee et Wall (2006) ont montré qu'une exclusion de courte durée (2 jours) se traduisait par une réduction significative du nombre d'insectes colonisateurs et de la dégradation. En outre, la contribution des espèces au fonctionnement est très inégale et dépend du groupe fonctionnel auquel elles appartiennent (Slade et al., 2007; Rosenlew & Roslin, 2008). Le rôle des prédateurs sur le fonctionnement des systèmes détritivores est souvent sous-estimé (Dyer & Letourneau, 2003) ; les études sur le sujet ont fait état d'effets mineurs d'amplitude et de

directions variables dans ces réseaux trophiques (De Ruiter et al., 1995; Wardle et al., 2004; Wardle, 2006). Wu et al. (2011) ont cependant montré que les prédateurs pouvaient avoir un effet négatif sur la dégradation des bouses et sur la production primaire, dit effet « brown world » via une régulation des populations de coprophages.

L'objectif de notre étude a été d'examiner les effets de l'exclusion des colonisateurs pendant différentes durées sur le processus de dégradation des excréments et de tester l'hypothèse de cet effet « brown world ». Tandis que la complémentarité et la facilitation entre les vagues de colonisation devraient contribuer à augmenter le taux de dégradation, la prédation et la compétition devraient le réduire.

3.2.2 Matériel et méthodes

3.2.2.1 Protocole

Nous avons suivi un protocole très similaire à celui décrit précédemment, l'expérimentation ayant été conduite simultanément aux autres, sur le même site d'étude. Pour évaluer les effets des vagues de colonisation successives sur la dégradation, des bouses calibrées (animaux non traités) ont été déposés puis les insectes ont été exclus pendant des laps de temps plus ou moins long, avec combinaison des périodes d'exclusion. Six combinaisons d'exclusion ont été testées au cours des trois premières semaines qui ont suivi le dépôt, en disposant au-dessus des bouses un grillage métallique étanche de maillage 1 mm (Fig. 40). Ces différentes modalités sont les suivantes :

- exclusion depuis le jour du dépôt des bouses jusqu'au 7^{ème} jour, les bouses étant ensuite laissées libres d'être colonisées : modalité 0-7;
- exclusion depuis le jour du dépôt jusqu'au 14^{ème} jour, puis colonisation libre : modalité 0 - 14 ;
- exclusion depuis le jour du dépôt jusqu'au début au 21^{ème} jour : modalité 0-21 ;
- exclusion entre le 7^{ème} et le 14^{ème} jour : modalité 7-14 ;
- exclusion entre le 7^{ème} et le 21^{ème} jour : modalité 7-21 ;
- exclusion entre le 14^{ème} et le 21^{ème} jour : modalité 14-21.

En combinaison avec ces modalités, on a complété avec d'autres bouses utilisées comme témoins sans exclusion. Les bouses correspondant à ces différentes modalités ont été disposées en ligne dans le prolongement des dépôts déjà réalisés dans le cadre des

expérimentations décrites dans l'expérience précédente (cf 3.1.1.2 p. 92), avec le même protocole de collecte des dépôts.

Vingt cinq bouses ont été déposées par traitement afin de disposer de 5 réplicats lors du suivi des étapes de la dégradation à 5 moments différents (relevés effectués 1, 2, 6, 9 et 13 mois après le dépôt). Cent soixante quinze dépôts ont donc été effectués le 9 mai 2011 pour l'ensemble de ces traitements, chaque bouse ayant été pesée individuellement (763 ± 17 g, poids frais).

A l'origine la bouse provient des mêmes animaux avant leur traitement et a été prélevée selon le même protocole que celui décrit précédemment (cf 3.1.1.2 p. 92). Les mêmes opérations sur la bouse (séchage et pyrolyse) ont été effectuées pour obtenir leur pourcentage de MO sèche restante par rapport à la quantité initiale ainsi que les teneurs en matière minérale des bouses par rapport à leur masse sèche aux cinq dates de collecte (1, 2, 6, 9 et 13 mois après le dépôt) (cf 3.1.1.2.2 p. 93).



Figure 40. : Grillage métallique permettant l'exclusion des insectes colonisateurs.

3.2.2.2 Analyses statistiques

Toutes les modalités ont d'abord été considérées ensemble avant que les analyses se focalisent sur les modalités suivantes, pour tenir compte des résultats obtenus lors des expérimentations précédentes : témoin (colonisation libre sans exclusion), modalités 0-7 et 7-14, correspondant respectivement aux situations suivantes : communauté avec coexistence « coprophages et prédateurs », communauté « sans coprophages » et communauté « sans prédateurs ».

Les données, considérées comme non normales en raison du faible nombre de réplicats, ont été analysées par des tests non paramétriques. A chaque date de collecte, des tests de

Kruskal-Wallis (KW) ont été effectués sur le pourcentage de MO des bouses et sur leur teneur en matière minérale pour déterminer les effets significatifs des traitements. Lorsqu'une différence significative a été mise en évidence, des comparaisons multiples entre les différents traitements ont été réalisées grâce à un test de Mann-Whitney (MW). Pour réduire les erreurs de type I tout en limitant la perte de puissance et les erreurs de type II (Moran, 2003; Nakagawa, 2004), les résultats des comparaisons multiples ont été interprétés avec précaution et l'analyse s'est focalisée sur les résultats récurrents.

Les taux de disparition de la matière fécale ont été déterminés à partir des quantités de matière organique restante des bouses aux différentes dates de relevés. L'hétérogénéité entre les échantillons d'un même traitement a été estimée avec le coefficient de variation, qui est le ratio entre la déviation standard et la moyenne exprimée en pourcentage. Les données n'étaient pas normalement distribuées et ont donc été analysées avec des tests non paramétriques. Un test U de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer deux traitements à une date donnée et un test par paire de Wilcoxon (W) a été appliqué (i) à la quantité de bouse restante de deux traitements différents avec les données d'une même date aléatoirement ordonnées et (ii) au coefficient de variation de la matière organique sèche des bouses des différents traitements au cours du temps.

3.2.3 Résultats

3.2.3.1 Ensemble des modalités

Les résultats des pourcentages de MO sèche restante et des teneurs en matières minérales pour les cinq dates de collecte ont permis d'obtenir le profil de dégradation des bouses au cours du temps (Fig. 41) ainsi que l'évolution de leur teneur minérale (Fig. 42) pour chaque traitement. Les pourcentages de MO sèche restante en fonction des différentes modalités d'exclusion se sont révélés différents, en limite de significativité après treize mois de dégradation (KW: $H = 12,464$; $DDL = 6$; $p = 0,052$). Bien qu'il convienne de rester prudent, les dépôts 7-14 étaient significativement plus dégradés que les dépôts 0-7, 0-14 et 0-21 (MW: $p = 0,036$; $p = 0,012$ et $p = 0,012$, respectivement). Les dépôts 0-21 se sont également avérés moins dégradés que les dépôts 14-21 (MW: $p=0,037$). Ces résultats sont illustrés par la figure 43. Les bouses les moins dégradées ont été obtenues lorsque les insectes étaient exclus pendant au moins la première semaine suivant leur dépôt (0-7, 0-14, 0-21) avec respectivement 11, 7 et 19 % de MO en plus par rapport aux témoins. Les bouses les plus

dégradées ont été observées pour les traitements 7-14 et 14-21 avec des pertes de MO plus importantes que pour les témoins (+18 et +7 %, respectivement).

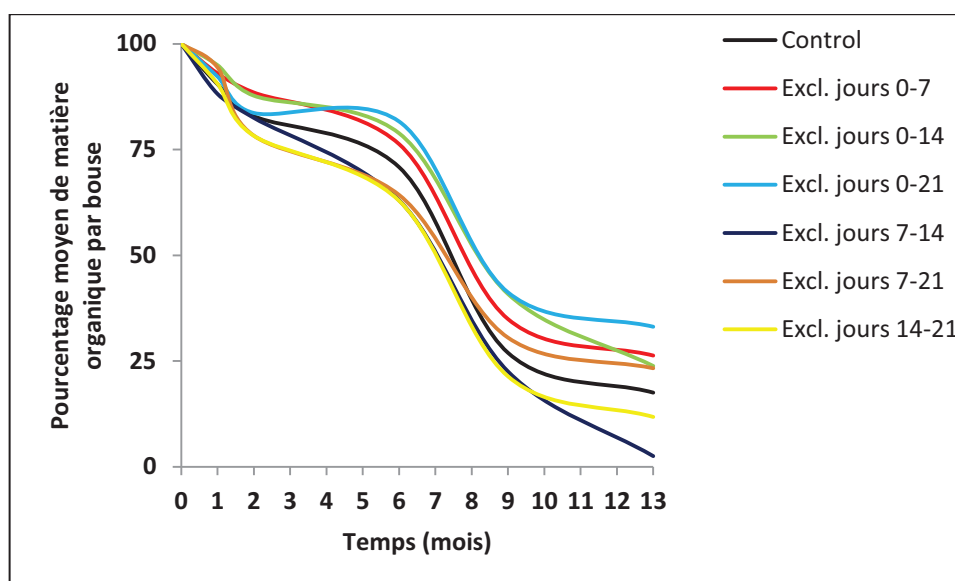


Figure 41: Evolution au cours du temps du pourcentage de MO sèche résiduelle des bouses en fonction des modalités d'exclusion des insectes colonisateurs. Les données ont été moyennées pour chaque modalité et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de dégradation en fonction des traitements.

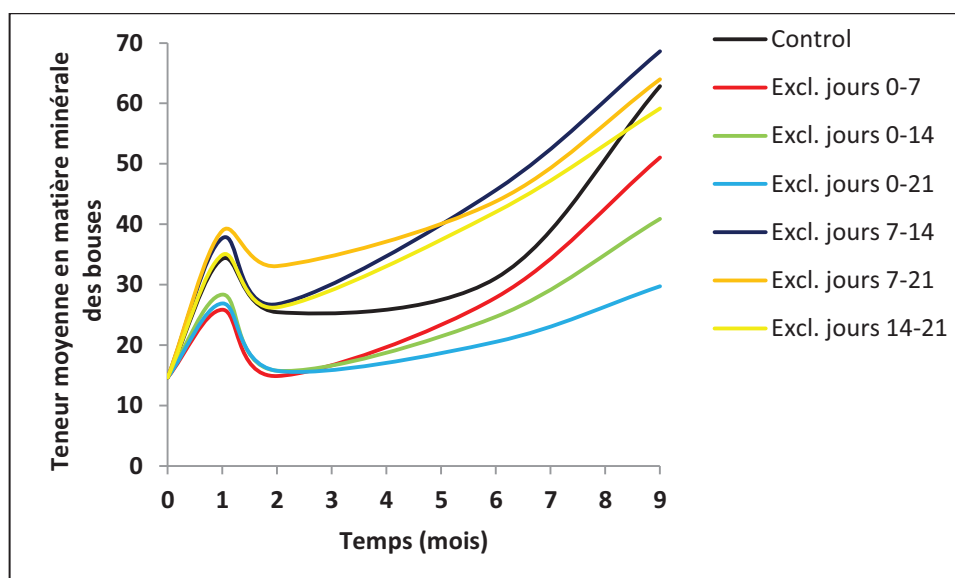


Figure 42: Evolution au cours du temps de la teneur en matière minérale des bouses en fonction des modalités d'exclusion. Les données ont été moyennées pour chaque modalité et chaque date de collecte afin d'obtenir un profil de son évolution en fonction des traitements.

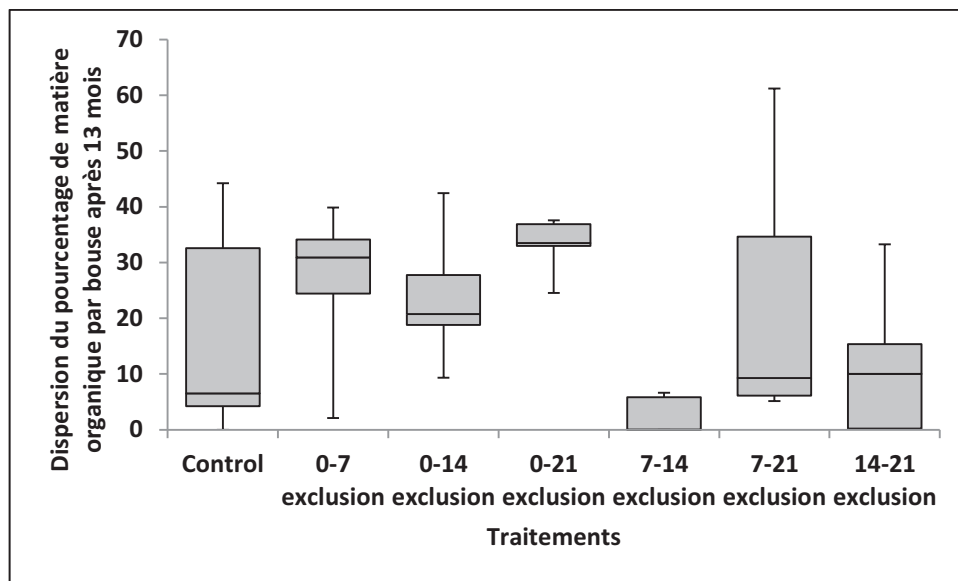


Figure 43: Pourcentage de MO sèche résiduelle des bouses treize mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.

Les teneurs en matières minérales étaient significativement différentes (ou en limite de significativité) après 2, 6 et 9 mois suivant le dépôt des excréments (KW: $H = 24,556$; DDL = 6 ; $p < 0,001$; $H = 24,944$; DDL = 6 ; $p < 0,001$ et $H = 12,476$; DDL = 6 ; $p = 0,052$, respectivement).

Après deux mois sur le terrain, la teneur en matières minérales des bouses 0-7 était significativement moins importante que celles des bouses 7-14, 7-21 et 14-21 et des bouses témoins (MW: $p = 0,012$). Les bouses 0-14 présentaient des teneurs minérales significativement plus faibles que les bouses 7-14, 7-21 et les témoins (MW: $p = 0,012$). Enfin, les teneurs minérales des bouses 0-21 étaient significativement moins élevées que celles des bouses 7-14, 7-21, 14-21 et des témoins (MW: $p = 0,012$; $p = 0,012$; $p = 0,022$ et $p = 0,012$, respectivement) (Fig. 44).

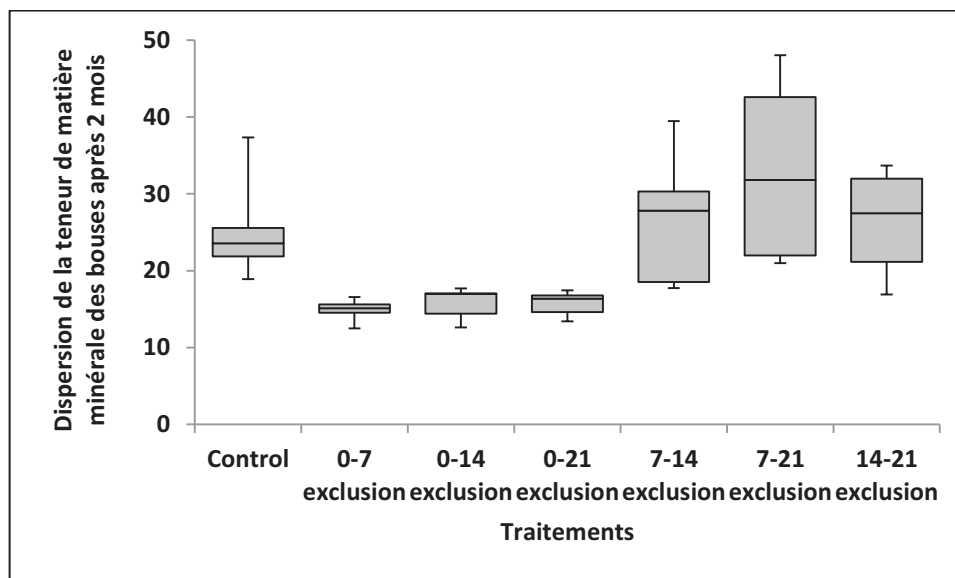


Figure 44: Teneur en matières minérales des bouses deux mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.

Six mois après leur dépôt, les bouses 0-7 avaient une teneur en matières minérales significativement plus faible que celle des bouses 7-21 (MW: $p = 0,012$). La teneur minérale des bouses 0-14 était significativement plus basse que celle des bouses 7-14, 7-21, 14-21 et celle des témoins (MW: $p = 0,012$). Enfin, les bouses 0-21 présentaient une teneur en matières minérales significativement plus faible que pour tous les autres traitements (0-7, 0-14, témoin, 7-14, 7-21, 14-21) (MW: $p = 0,022$; $p = 0,022$; $p = 0,012$; $p = 0,012$; $p = 0,012$; $p = 0,012$, respectivement) (Fig. 45).

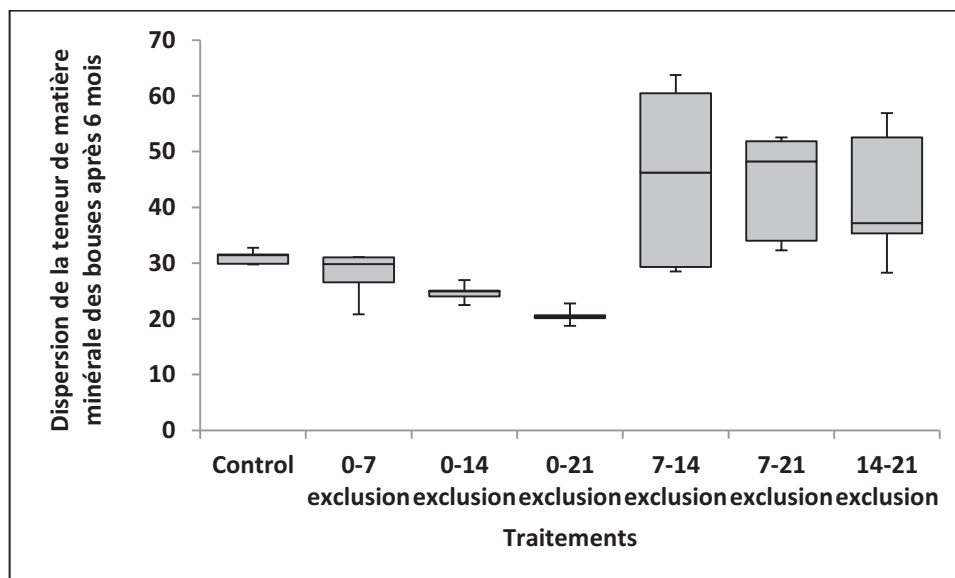


Figure 45: Teneur en matières minérales des bouses six mois après leur dépôt en fonction des modalités d'exclusion initiale des insectes colonisateurs.

Après neuf mois de dégradation, les comparaisons multiples ont mis en évidence les mêmes principales différences significatives, confirmant les résultats précédents. La teneur en matières minérales des bouses 0-21 était significativement plus faible que celle des bouses 7-14 et des témoins (MW: $p = 0,022$). Les traitements où les teneurs en matières minérales étaient les plus élevées étaient ceux pour lesquels les insectes avaient eu accès aux bouses pendant la première semaine mais étaient exclus pendant la deuxième semaine ou pendant les deuxième et troisième semaines. En comparaison avec les bouses témoins, les teneurs minérales étaient plus importantes pour les bouses 7-14 et 7-21 (avec en moyenne respectivement 9 et 2 % en plus) et plus faibles pour les bouses 0-21, 0-14, 0-7 et 14-21 (53, 35, 19 and 6 % de moins, respectivement). Les modalités ayant conduit aux plus faibles teneurs en matières minérales dans les bouses résiduelles étaient donc celles pour lesquelles les insectes étaient exclus pendant au moins la première semaine (0-7, 0-14 et 0-21).

3.2.3.2 Comparaison des rôles entre prédateurs et coprophages

La figure 46 montre l'évolution au cours du temps de la quantité de matière organique des bouses témoins (librement colonisées). Au début de l'expérience, la masse moyenne de la matière organique sèche des bouses était de $115,9 \pm 0,1$ g (sur 763 ± 17 g de poids frais en moyenne). Le tableau 6 indique certaines médianes et interquartiles pour les trois traitements (témoin, sans coprophages, sans prédateurs) à différentes dates de l'expérience. Les

différences entre les bouses d'une même série augmentent avec le temps (Fig. 47). Après 6 mois, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les différents traitements pris deux à deux (MW: $n = 5/5$; $U = 8$; $p = 0,4$). Après 13 mois, alors qu'il n'y avait toujours pas de différence significative entre le témoin et les deux autres traitements (MW: témoin vs "sans coprophages" $n = 5/5$; $U = 10$; $p = 0,7$; témoin vs "sans prédateurs" $n = 5/5$; $U = 7$; $p = 0,3$), une différence significative a été observée entre les deux autres traitements ($n = 5/5$; $U = 2$; $p = 0,03$). La comparaison longitudinale des séries complètes n'a pas révélé de différence significative entre le témoin et le traitement « sans prédateurs » ($W: n = 25/25$; $W = 191$; $p = 0,46$), une différence presque significative entre le témoin et le traitement « sans coprophages » ($W: n = 25/25$; $W = 232$; $p = 0,06$) et une différence significative entre les deux traitements d'exclusion ($W: n = 25/25$; $W = 289$; $p < 0,001$). Les différences de masses sèches des bouses augmentent avec le temps de la même manière pour tous les traitements (Fig. 47), sans différence significative entre le traitement « sans prédateurs » et le témoin ($W: n = 5/5$; $W = 12$; $p = 0,31$) mais avec des différences presque significatives entre le traitement « sans coprophages » et les deux autres traitements ($W: n = 5/5$; $W = 15$; $p = 0,06$).

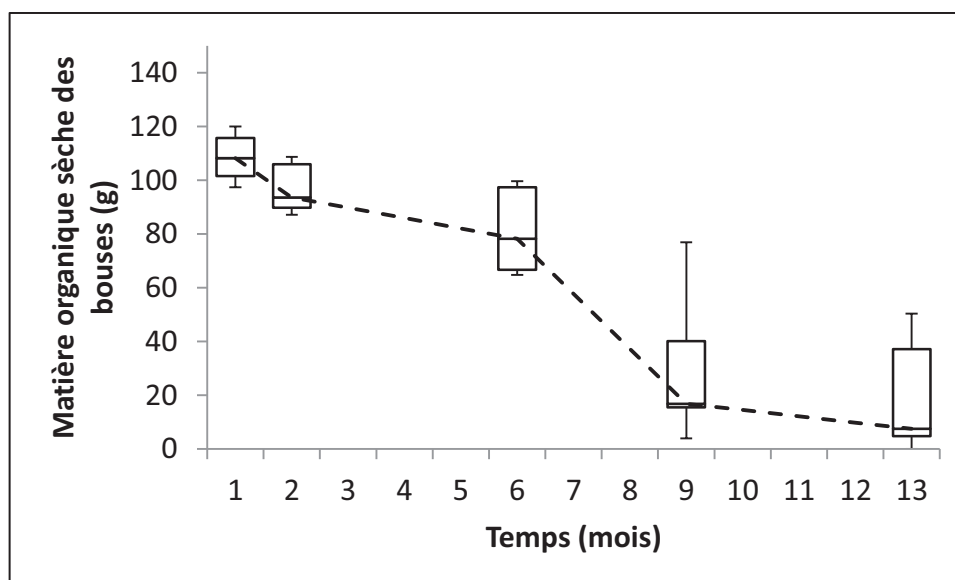


Figure 46: Evolution au cours du temps de la matière organique sèche restante des bouses témoins. Les boîtes à moustaches représentent la dispersion des cinq réplicats pour chaque date.

Tableau 6: Masse sèche (en grammes) de la matière organique des bouses (médiane et interquartiles) pour les différents traitements d'exclusion à deux dates après leur dépôt (6 et 13 mois).

	Matière organique des bouses (poids sec) (médiane / interquartiles)	
	après 6 mois	après 13 mois
Témoin	78,2 / 30,7	7,5 / 32,3
Sans coprophages	82,3 / 10,1	35,2 / 11,1
Sans prédateurs	70,0 / 42,2	0,1 / 6,7

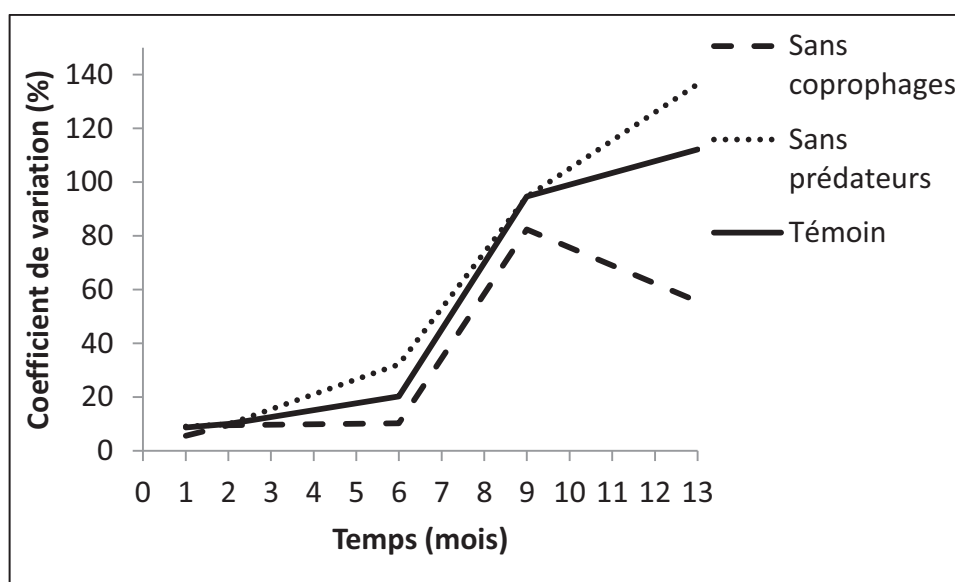


Figure 47: Evolution au cours du temps des coefficients de variation de la masse sèche de la matière organique des bouses pour les différents traitements d'exclusion.

3.2.4 Discussion

3.2.4.1 Ensemble des modalités

Le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes est largement discuté et il apparaît souvent plus complexe qu'envisagé a priori. Au sein des communautés coprophiles, les nombreuses interactions entre les organismes ainsi que leur influence sur la dégradation des déjections animales sont encore difficiles à appréhender. Une première approche consiste à s'intéresser à l'impact des vagues successives de colonisation sur la dégradation des déjections. Au sein de nombreuses communautés on a pu décrire des interactions positives entre les différents acteurs, telles que la facilitation (Cardinale et al., 2002).

Notre hypothèse est que ces interactions joueraient un rôle important dans l'élimination des déjections puisque les colonisateurs pionniers peuvent rendre favorables les conditions du milieu pour les suivants. Les perturbations subies par les colonisateurs de la première vague pourraient de ce fait se répercuter sur les vagues suivantes, entraînant une plus faible colonisation ultérieure et donc indirectement conduire à un ralentissement de la dégradation des déjections. Nos résultats confirment cette hypothèse tout en soulignant la complexité des interactions. Nous avons démontré que treize mois après le dépôt des bouses, leur dégradation avait été la plus ralentie lorsque la première vague des colonisateurs avait été exclue (traitements 0-7, 0-14 et 0-21), en comparaison avec l'exclusion de la deuxième vague (traitement 7-14) (Fig. 8). Deux ou six mois après le dépôt des bouses sur le terrain, les teneurs en matières minérales suivent les mêmes tendances, plus faibles dans le cas de l'empêchement de la colonisation pendant la première semaine. Ces résultats confirment le fait que les teneurs minérales reflètent l'activité des insectes, en particulier celle des fousisseurs. La plus faible teneur pour les bouses 0-21 indique que l'incorporation de particules de sol est principalement effectuée par les insectes, même si une certaine quantité de terre a probablement été incorporée par d'autres organismes tels que les vers de terre. Contrairement aux régions tempérées où les vers participent très activement à la disparition des déjections animales, les bousiers jouent normalement le premier rôle en conditions plus sèches, comme ici en région méditerranéenne, même si des sols trop secs limitent leur activité (Nichols et al., 2008). L'importance des premiers jours de colonisation dans la dégradation avait été déjà mise en évidence par Lee et Wall (2006). Nos résultats confirment qu'une colonisation pendant la première semaine est essentielle. Toute perturbation impactant cette colonisation au cours de la première semaine peut donc affecter le fonctionnement. Les

concentrations des VMPs dans les déjections des animaux sont notamment les plus élevées durant cette période (cf 2.4.1. p. 42) (Alvinerie et al., 1999; Edwards et al., 2001; Roembke et al., 2010b; Iglesias et al., 2011), d'où des risques pour la nouvelle génération d'insectes qui pourrait être issue des pontes déposées par les premiers colonisateurs de ces bouses.

Les interactions négatives entre les organismes, telles que la compétition et la prédation, peuvent intervenir sur le fonctionnement des écosystèmes. La plus forte dégradation des bouses, ainsi qu'une teneur en matière minérale plus élevée, ont été obtenues lorsque la colonisation par les insectes était empêchée pendant la deuxième semaine. Nous avons montré précédemment (cf 2.5.3 p. 74) que les staphylins, majoritairement prédateurs ou parasites, étaient les principaux colonisateurs qui arrivaient au cours de cette deuxième semaine. Leur exclusion à ce moment là se traduit par une élimination plus rapide des bouses, ce qui confirme leur impact négatif sur la dégradation. Wu et al. (2011) ont opposé cet effet négatif sur le fonctionnement, dit « brown world effect », à l'effet positif des prédateurs sur la productivité primaire, appelé « green world effect ». En régulant les populations d'herbivores, les prédateurs favorisent en effet la production primaire alors que, dans les processus de dégradation, les prédateurs ralentissent le fonctionnement en consommant les détritivores et coprophages.

3.2.4.2 Comparaison des rôles entre prédateurs et coprophages

Le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes est largement discuté et il apparaît souvent complexe. Les coprophages jouent un rôle primordial dans le fonctionnement des écosystèmes pâturés. L'exclusion de la vague des coprophages au cours de notre expérimentation n'a cependant pas révélé de diminution significative du taux de disparition des déjections. L'analyse des coefficients de variation a montré la grande variabilité de colonisation par les coprophages avec de grandes disparités entre les bouses. Cette variabilité ainsi que le nombre réduit de réplicats ont pu contribuer à la non-significativité des résultats de l'exclusion des coprophages par comparaison avec les bouses librement colonisées. Les différences de colonisation entre les bouses peuvent en partie être attribuées à des conditions abiotiques (profondeur, humidité du sol) et à des facteurs microclimatiques (température, humidité relative, ensoleillement). En dehors des composés volatils attractifs émis par les bouses, la colonisation est influencée par les phéromones émis par les insectes qui peuvent faciliter l'aggrégation des individus (Lobo & Montes de Oca, 1997), comme c'est le cas chez les mouches des fruits (Atkinson & Shorrocks, 1984;

Hirschberger, 1998; Francke & Dettner, 2005; Lof et al., 2008; Wall & Lee, 2010). De nombreux conspécifiques peuvent s'aggréger dans certaines déjections, délaissant les autres bouses (Hanski & Cambefort, 1991; Lobo & Montes de Oca, 1997). Les différences de colonisation peuvent ainsi entraîner une grande disparité d'efficacité fonctionnelle d'une bouse à l'autre. Valiela (1974) a montré que les premiers colonisateurs d'une bouse conditionnaient la colonisation future influençant la structure de la communauté. Les premiers colonisateurs peuvent donc considérablement impacter la vitesse de disparition des bouses. Toutes les espèces de coprophages ne contribuent pas équitablement à la dégradation des déjections, avec notamment un plus fort impact des bousiers par comparaison avec les diptères (Wu & Sun, 2010) et généralement une corrélation positive entre la dégradation et la biomasse des insectes (O'Hea et al., 2010).

Dans notre étude, bien que l'exclusion de la vague des coprophages n'a pas montré d'effet réellement significatif en comparaison avec les bouses librement colonisées, l'exclusion des prédateurs a mis en exergue le rôle des coprophages sur les processus de dégradation. Cela a révélé les effets antagonistes des deux vagues, celle des coprophages et celle des prédateurs, sur le fonctionnement du système. Alors que les conditions climatiques sont connues pour agir sur la vitesse de disparition des bouses (Nichols et al., 2008), les effets négatifs indirects des prédateurs sont peu référencés. La richesse en prédateurs influence la composition, la diversité et la dynamique de population des niveaux trophiques inférieurs, mais l'amplitude et la direction de leurs effets sur le fonctionnement varient en fonction du contexte environnemental et sont donc difficiles à prédire (Bruno & Cardinale, 2008).

Notre étude a démontré l'impact positif de l'exclusion des prédateurs sur le taux de disparition des bouses, confirmant ainsi l'effet « brown world » décrit par Wu et al. (2011) dans un environnement totalement différent (garrigue méditerranéenne française vs prairie alpine chinoise) et discuté plus globalement par Allison (2006). Le rôle des prédateurs est complexe et peut se montrer positif ou négatif du point de vue humain en fonction du type de ressource trophique exploité. D'une part, l'effet « green world » des prédateurs est positif puisqu'en régulant les herbivores, ils permettent une production primaire plus importante (Hairston et al., 1960; Terborgh et al., 2006) ; d'autre part, la présence des prédateurs ralentit la dégradation des déjections puisqu'ils éliminent une partie des insectes coprophages responsables de cette dégradation.

L'influence des différents niveaux trophiques au sein des communautés fait l'objet de nombreuses recherches sur le lien entre diversité et fonctionnement. Hooper et al. (2005) ont noté que les réponses des écosystèmes à des combinaisons d'organismes de niveaux trophiques différents étaient bien plus complexes que les réponses observées dans les études avec un seul niveau trophique. Les déjections des animaux constituent de la sorte un système idéal pour étudier les interactions entre les niveaux trophiques et leurs effets sur les fonctions écologiques et les services écosystémiques associés.

3.3 Conclusion

L'impact de l'IVM sur le fonctionnement s'est révélé moins important qu'attendu. La matière sèche restante est par ailleurs un mauvais indicateur de l'activité des insectes du fait des difficultés à faire une distinction entre les particules de sol finement incorporées dans l'excrément et l'excrément lui-même. Il convient alors de distinguer la part minérale de la part organique. Ce processus est de plus en plus souvent réalisé lors des études portant sur la dégradation des fèces, sans toutefois utiliser la part minérale en tant qu'indicateur. Or celui-ci, du fait que le sol a une teneur en matière minérale beaucoup plus importante que l'excrément, permet d'évaluer la quantité de sol incorporée dans l'excrément grâce à l'activité fouisseuse de certains organismes coprophiles. Malgré l'aide de ce nouvel indicateur, tester les effets des produits vétérinaires sur le fonctionnement peut s'avérer trompeur et trop optimiste quant aux effets de ces molécules sur le long terme. Des modèles d'estimation du fonctionnement, basés sur les impacts des perturbations sur la faune, doivent plutôt être développés. Des modèles ont déjà été élaborés pour évaluer à plus large échelle l'effet de certains traitements sur la faune (Sherratt et al., 1998) ; ils ont montré que dans les systèmes d'élevage classiques les estimations de la mortalité maximale cumulée sur une saison donnée n'excédaient que rarement 25%. Toutefois, de nombreux paramètres ne sont pas pris en compte dans de tels modèles, comme les données météorologiques et les mécanismes compensatoires et densité-dépendants au sein des assemblages d'insectes. Il conviendrait donc d'affiner et de construire un modèle prenant en compte davantage de données biologiques et faunistiques afin d'extrapoler le fonctionnement réalisé.

Face à la perte de biodiversité, les études se focalisent de plus en plus sur le fonctionnement des écosystèmes pour mieux comprendre les relations entre la diversité et les fonctions à préserver. La notion de services écosystémiques s'intéresse aux fonctions écologiques qui présentent un intérêt économique et/ou social pour l'Homme. Les prairies pâturées font partie des systèmes dont l'entretien est assuré par une riche diversité biologique. La qualité des pâturages est assurée par une communauté coprophile qui remplit de nombreuses fonctions écologiques dont la principale est le recyclage des déjections animales. Celles-ci constituent des microhabitats aux caractéristiques particulières puisque petites, éparpillées et avec une durée d'utilisation limitée qui conditionne l'intervention de nombreuses espèces durant un laps de temps court. En milieu méditerranéen les coléoptères coprophages sont les principaux acteurs de la dégradation des fèces. Malgré une bonne connaissance de

leur richesse spécifique et de la structure de leurs communautés (Errouissi, 2003), le détail de leurs vagues de colonisation et des interactions intra- et inter-spécifiques était resté peu documenté. Des interactions positives telles que la facilitation ou la complémentarité contribuent à une meilleure utilisation des ressources trophiques. Des interactions négatives comme la prédation peuvent au contraire réduire la vitesse de dégradation des fèces. Une meilleure connaissance de ces interactions, ainsi que de la dynamique de la colonisation, permet de mieux comprendre les effets d'un impact sur l'efficacité fonctionnelle.

Dans notre travail nous nous sommes intéressés au fonctionnement de cette communauté coprophile. Les dépôts de bouses réalisés ont permis d'évaluer le rôle des différentes vagues de colonisateurs (coprophages vs prédateurs) sur la dégradation des fèces. La colonisation importante observée au cours de la première semaine a également été mise en évidence indirectement par la plus lente dégradation des excréments lorsque les membres de cette communauté étaient empêchés d'agir pendant cette première semaine. Cette dégradation des bouses était encore plus faible lorsqu'une seconde semaine d'exclusion était rajoutée à la première, montrant que les vagues de colonisation plus tardives contribuent également à la dégradation des déjections. Des interactions négatives ont été également mises en évidence, la disparition des bouses témoins étant moins rapide que celle des bouses dont on avait exclu les cohortes de la deuxième ou de la troisième semaine (principalement composés de prédateurs). La quantification de la matière minérale incorporée dans les excréments montre des résultats allant dans le même sens. Ce suivi de la teneur en matière minérale constitue un bon indicateur de l'activité d'enfouissement et de dilacération par les organismes colonisateurs qui contribuent qualitativement et quantitativement à un meilleur fonctionnement du système. L'exclusion des colonisateurs pendant une à plusieurs semaines après le dépôt des bouses se traduit par une plus faible teneur en matières minérales des bouses, ce qui est le signe d'une activité d'enfouissement moins intense.

Le rôle individuel des différentes espèces et de leurs interactions avec les autres sur la dégradation des déjections animales et les transferts de matière est difficile à appréhender dans les conditions naturelles du fait de la multiplicité des facteurs qui interviennent. Dans ces conditions, des études en conditions plus contrôlées se révèlent nécessaires pour réduire le nombre des facteurs environnementaux susceptibles d'intervenir.

4 Structure-fonctionnement: l'utilisation de mésocosmes

A l'heure où le fonctionnement des écosystèmes est de plus en plus pris en considération, comprendre les relations entre la structure d'une communauté et les fonctions écologiques réalisées est devenu essentiel. Il est cependant souvent difficile d'identifier le rôle de chacun des organismes ainsi que les effets de leurs interactions dans le fonctionnement puisqu'au sein de la communauté existe un grand nombre de relations synergétiques et/ou antagonistes entre les organismes. Pour identifier le rôle des différentes espèces coprophages dans la dégradation et le transport de la matière stercorale, des études en conditions contrôlées sont indispensables. Les mésocosmes constituent un bon compromis puisque cela permet de manipuler les espèces en les maintenant dans des conditions simplifiées mais proches des conditions naturelles.

De nombreux Scarabéides coprophages interagissent en garrigue tout au long de l'année, avec deux principaux pics d'activité au printemps et en automne. Alors que peu d'espèces contribuent à la dégradation des déjections pendant les périodes de faible activité des insectes (été et hiver), de plus nombreuses espèces se partagent la ressource au cours des pics d'activité. Il convient alors de mieux connaître l'action des diverses espèces afin de comprendre le processus de dégradation des déjections. Les relations intraspécifiques conditionnent la dégradation dans un sens positif lorsque les insectes se reproduisent (les fousseurs enterrent des pelotes fécales pour y déposer leurs œufs et les larves de résidents se nourrissent au sein de la déjection) et dans un sens négatif lorsque la densité dans une bouse excède ses capacités d'accueil. Une trop forte densité pour une quantité limitée de ressource entraîne une compétition qui peut se traduire par une augmentation de la mortalité larvaire. Par ailleurs, les interactions interspécifiques jouent un rôle important dans les processus écologiques car la facilitation ou complémentarité les accélèrent tandis que la compétition les ralentit.

Dans un premier temps, évaluer le rôle de chaque espèce permet de mieux appréhender le fonctionnement de l'écosystème dans sa globalité et d'intégrer les conséquences fonctionnelles lors de changements d'équilibre entre les espèces au sein de la communauté. Dans un deuxième temps, les organismes ne sont pas isolés ; ils rentrent donc en contact avec d'autres organismes conspécifiques ou non. Il est donc essentiel d'évaluer ces interactions pour en comprendre l'impact fonctionnel.

Notre étude comprend deux parties : la première s'intéresse aux performances de trois espèces de bousiers sur la dégradation et la stimulation microbienne en fonction de leur densité dans la bouse; la seconde a consisté à manipuler différents assemblages d'espèces (monospécifique, bispécifique et trispécifique) afin d'évaluer les effets de la diversité sur le complexe sol-bouse.

4.1 Variation de la densité au sein de mésocosmes monospécifiques

4.1.1 Introduction

Les bousiers jouent un rôle important dans le fonctionnement du sol au niveau des déjections, en facilitant le recyclage des nutriments et en agissant par leur activité fouisseuse sur la structure du sol (Yokoyama et al., 1991a; Bang et al., 2005; Brown et al., 2010). Bien que les bousiers aient des impacts significatifs connus sur les processus écosystémiques, l'identification des espèces clés et le rôle de l'abondance sur les fonctions écologiques nécessitent de plus amples investigations (Braga et al., 2013).

La consommation et le transport de matière fécale par les bousiers ont un effet direct sur la disparition des déjections en surface (Holter et al., 2002; Yamada et al., 2007; O'Hea et al., 2010). Leur activité peut également avoir des effets indirects sur la décomposition de la matière organique des pelotes fécales et des fragments de litière qui pourraient être présents à proximité des bouses. Les bousiers induisent des changements dans les conditions du sol tels que son aération et sa capacité de rétention d'eau (Bang et al., 2005; Brown et al., 2010), avec une stimulation de la biomasse microbienne en raison de l'apport de carbone labile provenant des déjections (Bardgett et al., 1998; Hatch et al., 2000). Des travaux antérieurs suggèrent que l'amplitude des effets des bousiers peut varier suivant les espèces en fonction de leur activité fouisseuse et de leur taille (Holter et al., 2002; Larsen et al., 2005; Braga et al., 2013). Un plus grand nombre d'individus entraîne également une meilleure dégradation des déjections (Yamada et al., 2007). Toutefois, peu d'études ont comparé les impacts directs et indirects des différentes espèces de bousiers sur les processus de fonctionnement du sol.

Nous avons étudié en mésocosmes les conséquences de l'activité de trois espèces de bousiers sur la vitesse de disparition des bouses et sur le taux de décomposition de la litière dans le sol sous-jacent en faisant varier l'identité des espèces et leur densité (nombre d'individus au sein d'une même bouse). L'étude a été menée avec trois espèces communes : *Colobopterus erraticus* (Linnaeus, 1758), *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1758) et *Onthophagus vacca* (Linnaeus, 1767). *C. erraticus* et *C. schreberi* sont des espèces de petite taille alors qu'*O. vacca* est une espèce plus grosse (Lumaret & Kirk, 1987). Nos hypothèses étaient les suivantes : (i) une augmentation de la densité en bousiers devrait se traduire par une disparition des bouses plus importante ; (ii) le taux de disparition des bouses devrait dépendre de l'identité des espèces ; (iii) une augmentation de la densité en bousiers devrait

entraîner une accélération de la décomposition de la litière via des effets indirects sur les propriétés du sol.

4.1.2 Matériels et méthodes

4.1.2.1 Espèces

Les trois espèces testées ont des traits fonctionnels différents. Il s'agit de *Colobopterus erraticus*, *Caccobius schreberi* et *Onthophagus vacca* (8 mg, 7,1 mg et 41,2 mg respectivement, en poids sec) (Fig. 48). Ces espèces, qui enfouissent les déjections à différentes profondeurs, sont considérées comme fousseuses, mais avec des stratégies démographiques différentes (niveaux différents du continuum r-K) dépendant de leur investissement parental. *C. erraticus* dépose ses œufs à l'interface sol-bouse, *C. schreberi* creuse des galeries peu profondes (7-10 cm) où la femelle accumule des réserves pour ses larves ; *O. vacca* enfouit des quantités importantes de déjections dans des chambres encore plus profondes (une vingtaine de cm).

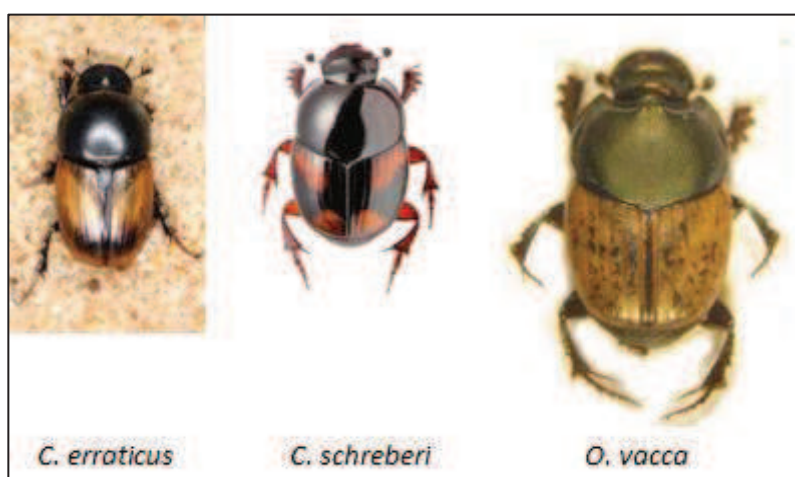


Figure 48: Espèces utilisées dans les différents mésocosmes

4.1.2.2 Collecte des espèces

Les insectes ont été prélevés par piégeage dans une garrigue pâturée de Saint Martin de Londres (Hérault) en utilisant des pièges attractifs dérivés du modèle CSR décrit par Lobo et al. (1988). Ces pièges consistent en un récipient (21 cm de diamètre) enterré jusqu'à son bord et rempli au tiers avec de la terre. L'ensemble est recouvert par un vaste entonnoir au-dessus duquel on a disposé une grille à mailles larges (2 cm) destinée à supporter l'appât (bouse fraîche d'environ 1 kg). Les individus tombés dans le piège ont été collectés vivants chaque

deux jours et ramenés au laboratoire pour tri et détermination. Les bousiers correspondant aux trois espèces ciblées ont été séparés selon leur sexe puis conservés en élevage jusqu'à leur installation définitive dans les mésocosmes. Pour chacune des espèces, l'expérimentation a nécessité 52 individus de chaque sexe, soit 312 individus au total.

4.1.2.3 Expérimentation

Les mésocosmes ont été installés sur le terrain d'expérience du CEFÉ (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier (43°38'16N, 3°51'41, altitude 58 m) (Fig. 49) les 15 et 16 mai 2012. Chaque mésocosme consistait en un pot de 15 cm de diamètre et 25 cm de profondeur entièrement enterré et rempli de terre (mélange d'argile, de sable et de terre végétale). Au centre de ce substrat une bouse a été déposée (500 g de poids frais; 2,7% d'azote, C/N = 15,6) et l'ensemble a été ensuite recouvert d'un grillage métallique de maille 1 mm pour éviter l'évasion des bousiers introduits et prévenir une colonisation par d'autres insectes (mouches, staphylins ...). Le nombre d'individus dans les mésocosmes a été défini de manière à ce que les effectifs de chaque espèce soient les mêmes dans les mésocosmes, la différence portant sur la biomasse des individus que l'on a fait varier (tableau 7). Des mésocosmes avec présence de bouse mais sans introduction d'insectes ont servi de témoins. Au total 13 modalités ont été retenues : un témoin (bouse seule sans insectes), quatre mésocosmes par espèce contenant respectivement 2, 4, 8 et 12 individus. Le compromis entre faisabilité et puissance statistique a conduit à mettre en place quatre réplicats pour chaque modalité, soit 52 mésocosmes au total. L'expérimentation a duré 5 mois sur le terrain. A l'issue de cette période, la bouse restant en surface a été conditionnée et la terre tamisée pour collecter les pelotes fécales enfouies par les insectes ainsi que les insectes (ceux de la génération parentale et/ou ceux de la nouvelle génération).

Tableau 7: Abondances et biomasses initiales (poids sec) des insectes introduits dans les différents mésocosmes.

Modalité	Espèces	Nb d'individus	Masse individuelle spécifique sèche (mg)	Masse totale spécifique sèche (mg)
Témoin dépôt		0	0	0
Monospécifique				
2 individus au total	<i>O. vacca</i>	2	41,2	82,4
4 individus au total	<i>O. vacca</i>	4	41,2	164,8
8 individus au total	<i>O. vacca</i>	8	41,2	329,6
12 individus au total	<i>O. vacca</i>	12	41,2	494,4
Monospécifique				
2 individus au total	<i>C. erraticus</i>	2	8	16
4 individus au total	<i>C. erraticus</i>	4	8	32
8 individus au total	<i>C. erraticus</i>	8	8	64
12 individus au total	<i>C. erraticus</i>	12	8	96
Monospécifique				
2 individus au total	<i>C. schreberi</i>	2	7,1	14,2
4 individus au total	<i>C. schreberi</i>	4	7,1	28,4
8 individus au total	<i>C. schreberi</i>	8	7,1	56,8
12 individus au total	<i>C. schreberi</i>	12	7,1	85,2



Figure 49: Installation des mésocosmes sur le terrain d'expérience du CEFÉ.

4.1.2.1 Mesures et variables dérivées

4.1.2.1.1 Mesures sur les déjections

A la fin de l'expérimentation, les insectes (morts ou vivants) ont été retirés des bouses afin d'éviter tout biais lors des analyses chimiques du fait de leur teneur azotée. La perte de matière organique des déjections en fonction des différentes modalités a été mesurée. En début d'expérience, treize échantillons de 192 ± 66 g de bouse (poids frais) ont été mis à sécher dans une étuve ventilée (100°C pendant 24 h), pesés, puis pyrolysés à 500°C pendant 12h afin de connaître la quantité de matière organique initiale des dépôts. Initialement, les bouses utilisées contenaient 85,7% d'humidité, avec une teneur minérale de 19,3% de la masse sèche. La même opération de séchage et pyrolyse a été réalisée en fin d'expérience pour calculer la perte de matière organique sèche de chaque dépôt. La teneur minérale des bouses a servi de critère d'évaluation de l'activité d'enfouissement et de trituration de la bouse par les insectes.

4.1.2.1.2 Mesures sur le sol

La vitesse de décomposition de la matière organique dans le sol a été mesurée par la méthode des sachets de litière. Les sachets de $5 \times 5\text{cm}$ sont constitués de filtres en polyester et polyéthylène Ankom F57 ($25\text{ }\mu\text{m}$ de maille ; ANKOM Technologie, Macedon, NY, USA). Les sachets pré-pesés ont été remplis d'une quantité connue de matière végétale sèche (0,5g de litière standardisée, 1,6% N, C/N = 28) puis scellés à chaud. Au moment de l'installation du dispositif décrit précédemment (paragraphe 4.1.2.3), les sachets ont été enterrés verticalement dans le sol des mésocosmes (0-5cm), sous les bouses déposées en surface. Ces sachets ont été récupérés au terme de l'expérience, nettoyés et séchés (60°C pendant 48h) avant d'être pesés pour déterminer la perte de masse (Bloor & Bardgett, 2012).

4.1.2.2 Analyses statistiques

Les analyses ont été effectuées sur la perte de matière organique des déjections et sur la perte de litière dans le sol. Les effets des traitements ont été analysés grâce à une analyse de covariance à deux facteurs (ANCOVA) avec le nombre d'individus en covariable et l'espèce en effet fixe.

4.1.3 Résultats et discussion

A l'issue de l'expérience, la biomasse en bousiers était positivement corrélée avec la disparition des bouses et la décomposition de la litière (Fig. 50, Pearson's $r = 0,79$; $p < 0,01$ et $r = 0,61$; $p < 0,05$, respectivement). En accord avec nos hypothèses, les taux de disparition des bouses et de décomposition de la litière ont augmenté avec une augmentation de la densité en bousiers (Tableau 8, Fig. 51). Cela confirme les résultats de travaux antérieurs sur la disparition des bouses en utilisant des assemblages à forte densité (Yamada et al., 2007) mais cela montre qu'il y a aussi un effet des bousiers à faible densité. Notre étude est la première démonstration des effets indirects des bousiers sur la décomposition des litières, suggérant que la décomposition de la matière organique dans le sol répond à l'abondance des bousiers de manière similaire à la disparition des bouses. L'effet des bousiers sur la disparition des bouses est également mis en évidence de manière indirecte par des changements de leur teneur minérale ainsi qu'à travers la masse des pelotes fécales enfouies (Fig. 52). Il semble raisonnable de supposer que la stimulation bactérienne due à une introduction de carbone et d'azote dans le sol provenant des bouses pourrait justifier la corrélation observée entre densité des bousiers et décomposition de litière (Bardgett et al., 1998).

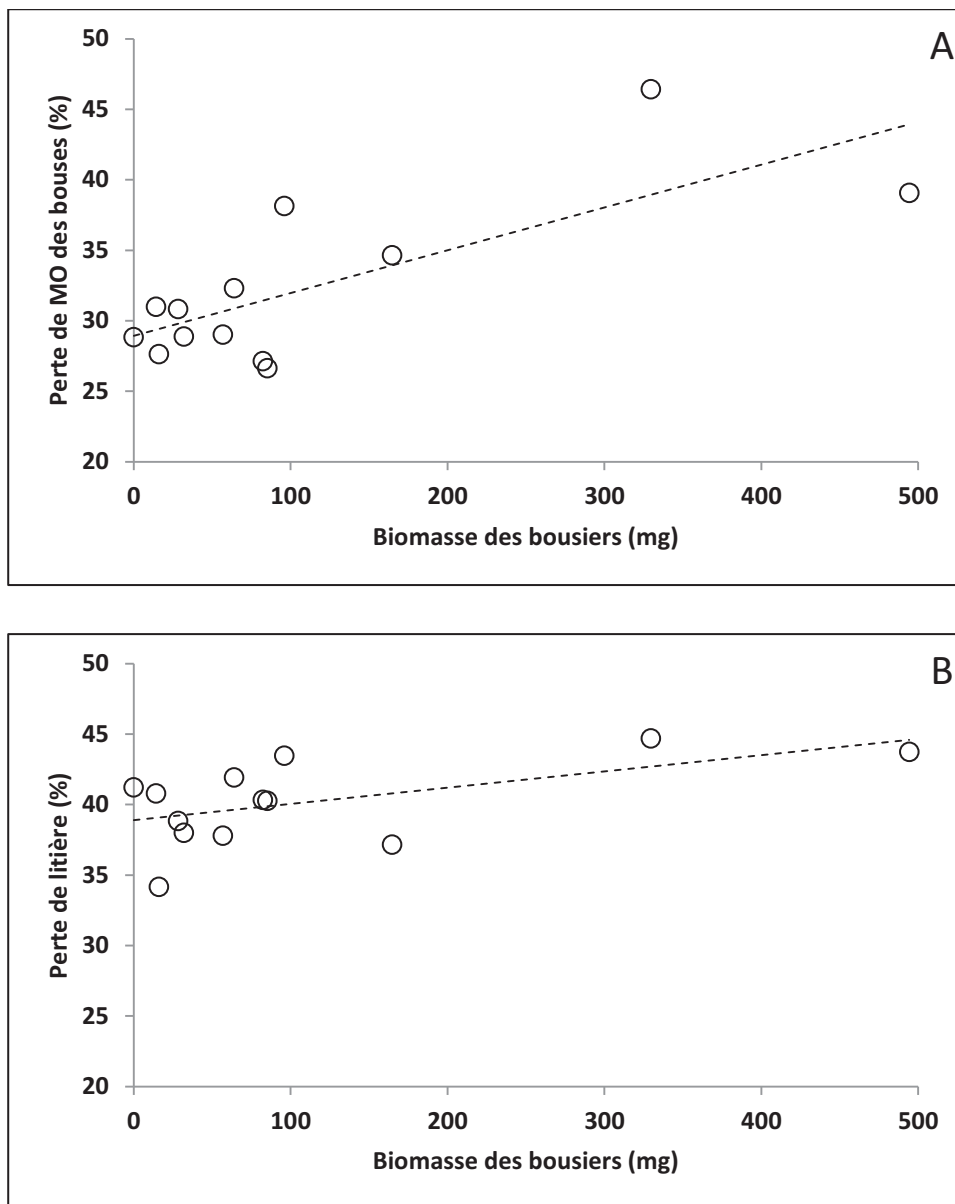


Figure 50: Relation entre la biomasse des bousiers et a) la perte de matière organique des déjections et b) la perte de litière (poids sec) dans les sachets pour l'ensemble des mésocosmes. Chaque point est la moyenne des quatre réplicats de chaque traitement obtenue après un séjour de 5 mois sur le terrain. La ligne pointillée représente la régression linéaire significative entre la biomasse et la variable ($p < 0,05$).

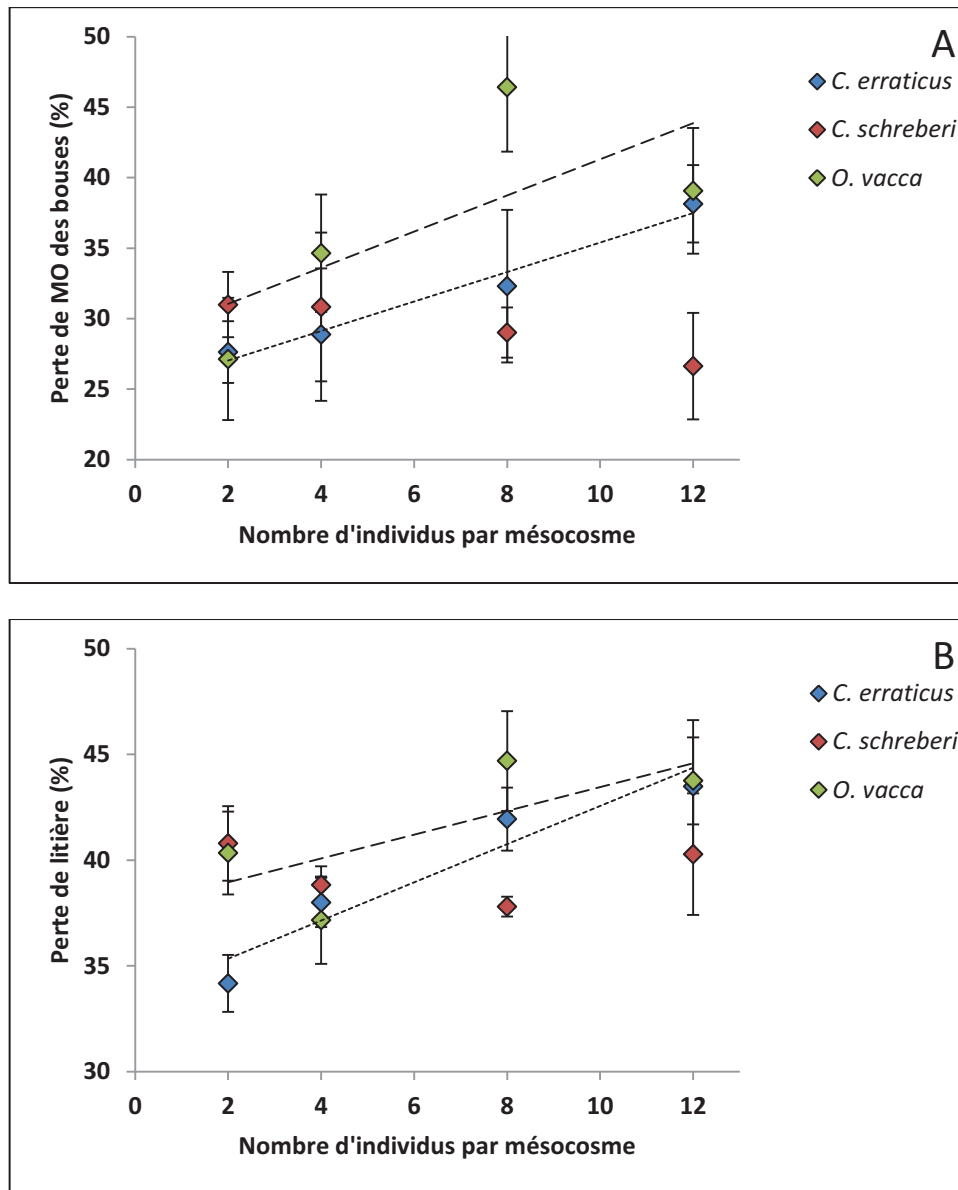


Figure 51: Relation entre les effectifs de bousiers et a) la perte de matière organique des déjections et b) la perte de litière sèche dans les sachets pour les trois espèces considérées. Chaque point représente la moyenne des quatre réplicats de chaque traitement obtenue après 5 mois sur le terrain ainsi que son erreur standard. Les droites avec tirets et en pointillés représentent les régressions linéaires significatives entre le nombre d'individus et la variable ($p < 0,05$) pour *O. vacca* et *C. erraticus*, respectivement.

Tableau 8: Effets des espèces et de la densité en bousiers sur la disparition de la MO des bouses et sur la perte de litière. Les F values de l'ANCOVA sont données: les effets significatifs ($P < 0,1$) sont en gras.

Effet	DDL	Variable	
		Perte de MO des bouses (%)	Perte de litière (%)
Espèce	2,42	0,87	2,65
Effectif	1,42	4,33	10,14
Espèce * Effectif	2,42	3,25	3,51

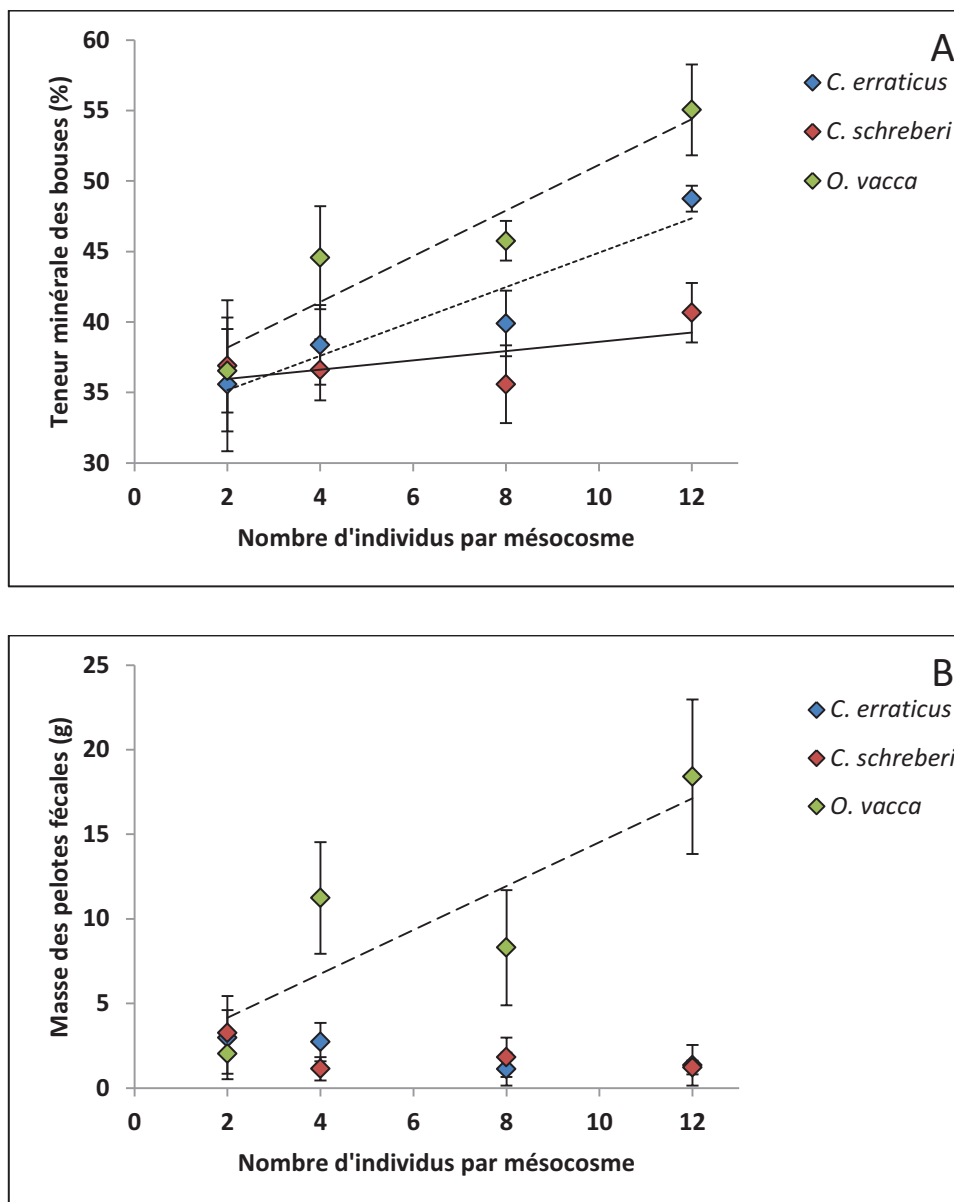


Figure 52: Relation entre les effectifs de bousiers et a) la teneur minérale des déjections et b) la masse de pelotes fécales pour les trois espèces considérées. Chaque point représente la moyenne des quatre répliquats de chaque traitement obtenue après 5 mois sur le terrain ainsi que son erreur standard. La droite avec tirets, celle en pointillés et la droite pleine représentent les régressions linéaires entre le nombre d'individus et la variable pour *O. vacca*, *C. erraticus* et *C. schreberi*, respectivement.

Certaines études ont cherché à évaluer l'impact des différentes guildes de coprophages, basées sur l'utilisation de la ressource et le lieu de ponte, sur les fonctions écologiques mais les différences entre espèces d'une même guildes nécessitent de plus amples recherches (Braga et al., 2013). Dans notre étude, nous avons porté notre attention sur plusieurs espèces de bousiers qui enfouissent de la bouse destinée à l'alimentation de leurs larves. L'interaction espèce * effectifs (nombre d'individus introduits) est significative pour la

perte de matière organique des déjections et la perte de litière (Tableau 8). L'augmentation des effectifs a montré que cela avait un effet positif important sur la perte de matière pour *C. erraticus* et *O. vacca*, mais pas pour *C. schreberi* (Fig. 51). Ces résultats confirment le rôle fonctionnel primordial des bousiers sur les processus du sol (Bang et al., 2005; Nichols et al., 2008) et suggèrent que les conséquences du déclin de leurs populations pourraient varier suivant l'espèce affectée. L'augmentation des effectifs n'a pas montré de lien évident entre la perte de matière et la taille des espèces.

L'identité des espèces et leur abondance interagissent donc pour influencer la vitesse de disparition des bouses et la décomposition de la litière. Cela ouvre la porte à des études ultérieures pour déterminer si les variations enregistrées au niveau spécifique de l'effet des bousiers sur les processus du sol pourraient être influencées par les interactions au sein des assemblages d'espèces.

4.2 Effet de la diversité des assemblages de bousiers sur l'exploitation des ressources à l'interface sol-bouse

4.2.1 Introduction

Le rôle de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes est de plus en plus pris en compte afin d'appréhender la résilience des écosystèmes et en conséquence les conséquences fonctionnelles des extinctions d'espèces (Costanza et al., 1997; Chapin et al., 2000). La diversité des organismes peut agir sur la biomasse générale, sur l'utilisation des ressources et sur la stabilité d'importants services écosystémiques (Balvanera et al., 2006; Cardinale et al., 2006). Le fonctionnement des écosystèmes dépend de l'abondance et de la distribution des espèces, de leurs traits fonctionnels à l'échelle spécifique et communautaire et de leurs interactions (Chapin et al., 1997; Loreau et al., 2001; Naeem & Wright, 2003; Kirwan et al., 2009). Une perte de diversité peut se traduire par la perturbation de certains processus écologiques et en réduire le rendement notamment au niveau des plantes. La présence de telle ou telle espèce (identité des espèces) peut notamment être plus importante que la richesse spécifique (Bruno et al., 2006) ou que les interactions entre espèces (Finke & Snyder, 2008).

La faune coprophage constitue un bon modèle pour étudier l'effet de la diversité sur le fonctionnement du système. Des études en laboratoire ont montré que même en faibles effectifs les espèces peuvent entrer en compétition pour l'enfouissement des déjections (Edwards, 1986; Edwards & Aschenborn, 1987; Doube et al., 1988). De nombreux mécanismes liés à la présence d'espèces majeures influencent le fonctionnement des écosystèmes (Fridley, 2001; Loreau et al., 2001; Loreau, 2002), les assemblages les plus diversifiés en termes d'espèces et de groupes fonctionnels semblant présenter une plus grande stabilité face aux perturbations environnementales (Johnson et al., 1996). Une complémentarité des traits permet à un plus grand nombre d'espèces d'utiliser la même ressource, certaines d'entre elles pouvant être favorisées par l'activité préalable d'autres espèces (effet de facilitation) (Cardinale et al., 2002; Cardinale et al., 2007). Une redondance fonctionnelle ou une compensation des traits entre les espèces protège théoriquement les processus écologiques dans les milieux perturbés (Hooper et al., 2005). Cette diversité fonctionnelle est de plus en plus prise en considération dans les études, permettant de dépasser une simple description de la richesse spécifique (Dangles & Malmqvist, 2004). L'équitabilité est également un paramètre à prendre en compte dans le lien entre diversité et fonction, la

dominance de quelques espèces dans les assemblages étant un phénomène commun. Les changements d'équitabilité peuvent être les précurseurs de la perte de taxons (Hillebrand et al., 2008; Woodward, 2009), bien que dans les assemblages de bousiers ce phénomène soit très répandu sans perte de diversité, deux ou trois espèces atteignant souvent ensemble jusqu'à 80% du total des effectifs à un moment donné. Elles constituent le noyau fonctionnel de la communauté et sont considérées comme les principaux agents de la dégradation des déjections (Stiernet & Lumaret, 1993; Kadiri et al., 2014).

Les deux principales difficultés auxquelles on se trouve confronté dans les études sur le lien diversité-fonction est de quantifier la direction et l'amplitude de l'effet des diverses interactions interspécifiques sur le fonctionnement, puis de les combiner pour calculer l'effet net de la diversité (Sheehan et al., 2006; Kirwan et al., 2007; Kirwan et al., 2009). Les mésocosmes en plein champ permettent de tester les effets de la diversité des organismes sur le fonctionnement (O'Hea et al., 2010; Reiss et al., 2011; Beynon et al., 2012) puisqu'ils constituent un bon compromis entre terrain et laboratoire. L'introduction des espèces est contrôlée tout en conservant des conditions se rapprochant le plus possible de la réalité. Le but de notre étude a été de constituer une communauté simplifiée de coprophages et d'évaluer les effets de la diversité (richesse, équitabilité, diversité des traits fonctionnels et identité des espèces) sur les processus de dégradation des déjections. Notre choix s'est porté sur trois espèces abondantes en garrigue au moment de la mise en place de l'expérimentation.

4.2.2 Matériel et méthodes

4.2.2.1 Espèces

Il s'agit des mêmes trois espèces fouisseuses utilisées lors de l'expérience précédente, à savoir *Colobotheus erraticus*, *Caccobius schreberi* et *Onthophagus vacca* (8 mg, 7,1 mg et 41,2 mg respectivement, en poids sec).

4.2.2.2 Collecte des espèces

Les insectes ont été prélevés sur le terrain de la même manière que dans l'expérience monospécifique. L'expérience a nécessité 200 individus de chaque espèce soit 600 individus au total (300 mâles et 300 femelles).

4.2.2.3 Expérimentation

Les mésocosmes ont été installés sur le terrain d'expérience du CEFÉ (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier) les 15 et 16 mai 2012. Ils étaient constitués de pots (15 cm de diamètre, 25 cm de profondeur) enterrés puis remplis entièrement de terre (sol classifié comme Cambisol, 2% matière organique, C/N = 9,8, pH = 5,7). Des bouses (500 g de poids frais; 2,7% d'azote, C/N = 15,6) ont été déposées à la surface de la terre des pots qui ont ensuite été recouverts d'un grillage métallique de maille 1 mm pour éviter l'évasion des bousiers et prévenir la colonisation des bouses par d'autres insectes (mouches, staphylins ...). La figure 53 donne la composition des différents assemblages réalisés avec les trois espèces retenues (monospécifiques, bispécifiques et trispécifiques). La proportion relative de chaque espèce et le nombre d'individus ont été définis de manière à faire varier la biomasse totale des divers assemblages (tableau 9). Des mésocosmes sans bouse et des mésocosmes avec bouse mais sans introduction d'insectes ont servi de témoins. Au total 12 modalités ont été retenues : deux témoins (absence de bouse et bouse seule sans insectes), trois mésocosmes monospécifiques, trois bispécifiques et quatre trispécifiques. Le compromis entre faisabilité et puissance statistique a conduit à mettre en place cinq réplicats pour chaque modalité, soit 60 mésocosmes au total. L'expérimentation a duré 5 mois sur le terrain. A l'issue de cette période, la bouse restant en surface a été conditionnée et la terre tamisée pour collecter les pelotes fécales enfouies par les insectes ainsi que les insectes (ceux de la génération parentale et/ou ceux de la nouvelle génération).

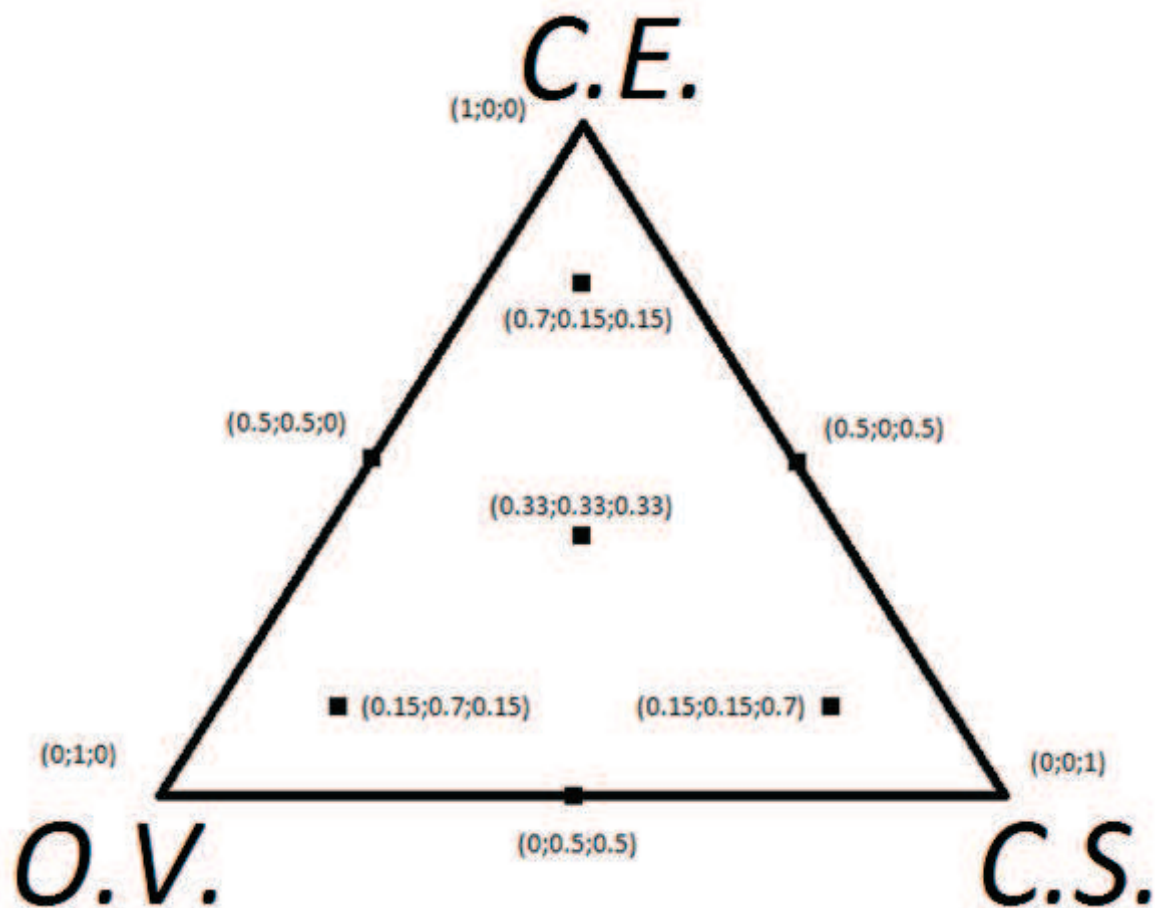


Figure 53: Représentation graphique des compositions spécifiques des différents mésocosmes. Chaque carré représente un assemblage d'espèces dont les compositions relatives sont détaillées entre parenthèses ($P_{C.E.}; P_{O.V.}; P_{C.S.}$), où P est la proportion initiale d'individus de chaque espèce (C.E.: *Colobopterus erraticus* ; C.S.: *Caccobius schreberi* ; O.V. : *Onthophagus vacca*).

Tableau 9: Abondance et biomasse initiale (mg, poids sec) des espèces dans les différents mésocosmes

Modalités	Espèces	Nb d'individus	Biomasse individuelle spécifique	Biomasse totale spécifique	Biomasse totale
Témoin sol nu		0	0	0	
Témoin dépôt		0	0	0	
Monospécifique					
avec 12 individus au total	<i>O. vacca</i>	12	41,2	494,4	
	<i>C. erraticus</i>	12	8	96	
	<i>C. schreberi</i>	12	7,1	85,2	
Bispécifique					
avec 12 individus au total	<i>O. vacca</i>	6	41,2	247,2	295,2
	<i>C. erraticus</i>	6	8	48	
	<i>O. vacca</i>	6	41,2	247,2	289,8
	<i>C. schreberi</i>	6	7,1	42,6	
	<i>C. erraticus</i>	6	8	48	90,6
	<i>C. schreberi</i>	6	7,1	42,6	
Trispécifique avec équitabilité maximale (0,33;0,33;0,33)					
12 individus au total	<i>O. vacca</i>	4	41,2	164,8	225,2
	<i>C. erraticus</i>	4	8	32	
	<i>C. schreberi</i>	4	7,1	28,4	
Trispécifique avec équitabilité faible (0,66;0,17;0,17)					
12 individus au total	<i>O. vacca</i>	8	41,2	329,6	359,8
	<i>C. erraticus</i>	2	8	16	
	<i>C. schreberi</i>	2	7,1	14,2	
	<i>O. vacca</i>	2	41,2	82,4	160,6
	<i>C. erraticus</i>	8	8	64	
	<i>C. schreberi</i>	2	7,1	14,2	
	<i>O. vacca</i>	2	41,2	82,4	155,2
	<i>C. erraticus</i>	2	8	16	
	<i>C. schreberi</i>	8	7,1	56,8	

4.2.2.4 Mesures et variables dérivées

4.2.2.4.1 Mesures sur les déjections

Comme dans l'expérience précédente, les insectes (morts ou vivants) ont été retirés des bouses afin d'éviter tout biais lors des analyses chimiques. La perte de matière organique des déjections en fonction des différentes modalités a été mesurée. En début d'expérience, les mêmes treize échantillons que précédemment, après séchage (100°C pendant 24h) et pyrolyse (500°C pendant 12h), ont permis de déterminer une humidité relative de 85,7% des bouses fraîches lors de leur dépôt et une teneur minérale de 19,3% de la masse sèche. La même opération de séchage et pyrolyse a été réalisée en fin d'expérience pour calculer la perte de matière organique sèche de chaque dépôt ainsi que la teneur minérale des bouses. Les teneurs en azote et carbone, ainsi que le rapport C/N des bouses ont également été déterminés après séchage (48h à 60°C) des échantillons (~100g en poids frais), d'abord lors du dépôt des bouses dans les mésocosmes et au terme de l'expérience. Les teneurs totales en azote et carbone des déjections ont été déterminées à partir de 5 mg de bouse finement broyée (broyeur à billes) en utilisant un analyseur de combustion (Flash EA 1112 CNS analyzer, ThermoFinnigan, Milan, Italie).

4.2.2.4.2 Mesures sur le sol

Des échantillons de la terre déposée dans les mésocosmes (~20 g en poids frais) ont été prélevés lors du dépôt des déjections puis séchés dans des sachets Kraft (48h à 60°C) afin d'effectuer ultérieurement différentes analyses chimiques et mesurer le rapport C/N de départ. Au terme de l'expérience, les pots ont été retirés et leur contenu tamisé en séparant les horizons 0 – 10 cm de profondeur et 10 – 20 cm. Le tamisage a permis aussi de séparer les pelotes fécales et d'extraire les insectes (morts ou vivants). Les pelotes fécales ont été dénombrées puis séchées afin d'en déterminer la masse. Les échantillons de terre prélevés ont été conditionnés de la même façon qu'au départ pour effectuer les différentes analyses chimiques. Les teneurs totales en azote et carbone ont été déterminées à partir de 10mg de terre finement broyée en utilisant un analyseur de combustion (Flash EA 1112 CNS analyzer, ThermoFinnigan, Milan, Italie). Les échantillons de terre (5 g) ont été pesés avant et après séchage à 105° C pendant 24 h afin de déterminer leur teneur en eau et l'humidité gravimétrique. D'autres échantillons (5 g) ont également été utilisés pour déterminer la part minérale de l'azote par extraction au chlorure de potassium (KCl). L'azote minéral est extrait à partir d'un mélange de 5 g de terre fraîchement tamisée et 25 mL de KCl (1 M) ; le mélange

est agité pendant une heure avec un agitateur orbital. Les extraits de KCl ont ensuite été filtrés (filtres Whatman n°1) et analysés pour mesurer les concentrations d'ammonium (NH_4^+) et de nitrates (NO_3^-) grâce à des procédures d'auto-analyseur (Bran & Luebbe, Norderstedt, Germany). Une dernière série d'échantillons de sol a été utilisée pour évaluer la biomasse microbienne. Le carbone et l'azote de la biomasse microbienne ont été mesurés sur des échantillons de 5 g de sol fraîchement tamisé, en appliquant la méthode de fumigation et incubation au chloroforme (Brookes et al., 1985). Le carbone soluble a été extrait à partir d'échantillons traités ou non par fumigation avec 25 mL de solution de K_2SO_4 (0,5 M). Le carbone microbien (C microbien) est la différence du carbone total extrait entre les échantillons traités par fumigation et ceux non traités, avec un facteur d'ajustement $kC = 0,35$ (Sparling et al., 1990). L'azote microbien (N microbien) est la différence de l'azote total extrait entre les échantillons traités par fumigation et ceux non traités, avec un facteur d'ajustement $kN = 0,54$ (Brookes et al., 1985).

La vitesse décomposition de la matière organique dans le sol a été mesurée par la méthode des sachets de litière tout comme dans l'expérience précédente.

4.2.2.4.3 Pousse de la végétation

Le but de l'étude n'était pas d'évaluer l'effet des bousiers sur la production primaire. Aucune banque de graines contrôlée n'a donc été mise en place. La végétation qui a poussé au sein des mésocomes provient donc d'une contamination environnementale et constitue un aléa de l'étude. Cette végétation n'a pas été coupée au cours de l'expérience et a été récupérée (aérien et racinaire non distingués) à la fin pour en estimer la masse sèche (masse sèche végétale) et ainsi évaluer le biais de cette production primaire sur les teneurs en nutriments du sol.

4.2.2.5 Analyses statistiques et modélisation

Pour les variables du sol, une comparaison a été réalisée par un test de Kruskal-Wallis entre les valeurs mesurées dans le sol nu (ni bouse ni insectes) et celles des mésocosmes ne contenant que la déjection (sans les insectes). Cette comparaison permet d'évaluer l'impact d'une déjection non colonisée sur les transferts de nutriments et sur les activités des micro-organismes du sol. En parallèle, la même comparaison a été réalisée entre les valeurs pour le

sol nu et celles obtenues dans les mésocosmes contenant la biomasse d'insectes la plus importante (mésocosme monospécifique d'*Onthophagus*).

Une ANOVA à un facteur a été réalisée pour tester l'effet de la richesse spécifique sur les différentes données recueillies. Les données ont été triées en fonction du nombre d'espèces introduites dans le mésocosme (1, 2 ou 3 espèces).

Des modèles linéaires généralisés (GLM) ont ensuite été effectués sur les différentes données mesurées en fonction de l'identité des espèces et des différentes interactions (3 interactions par paire et interaction des trois espèces). La masse végétale sèche a également été entrée en covariable dans les modèles afin d'appréhender son impact sur les différentes valeurs mesurées notamment au niveau du sol.

4.2.3 Résultats

4.2.3.1 Nombre et poids des nids pédotrophiques

Dans le cas des *Onthophagus* et des *Caccobius*, le nombre de boules-nids était positivement corrélé au nombre d'individus (en limite de significativité pour les *Caccobius*) (Tableau 10, Fig. 54). Les deux espèces avaient enterré des pelotes fécales sous les bouses, confirmant la nidification de ces espèces dans les mésocosmes. Bien qu'aucun effet significatif n'ait pu être mis en évidence, l'interaction entre les *Onthophagus* et les *Caccobius* tendrait à être négative (Tableau 10). La bonne nidification des *Onthophagus* est confirmée par les résultats sur la masse des nids (Tableau 10, Fig. 55).

Tableau 10: Paramètres du GLM influençant le nombre et la masse de nids pédotrophiques

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Nombre de nids	Intercept	2,00	3,04	0,66	0,513
	OV	0,96	0,35	2,72	0,009
	CE	0,15	0,35	0,43	0,666
	CS	0,61	0,35	1,74	0,088
	OV : CE	-0,03	0,10	-0,25	0,801
	OV : CS	-0,17	0,10	-1,62	0,112
	CE : CS	-0,03	0,10	-0,33	0,745
	OV : CE : CS	0,07	0,06	1,26	0,214
Masse des nids	Intercept	0,26	1,56	0,16	0,869
	OV	0,69	0,18	3,84	<0,001
	CE	0,00	0,18	0,02	0,983
	CS	0,06	0,18	0,35	0,724
	OV : CE	-0,02	0,05	-0,45	0,654
	OV : CS	-0,06	0,05	-1,18	0,244
	CE : CS	0,00	0,05	0,07	0,944
	OV : CE : CS	0,04	0,03	1,55	0,127

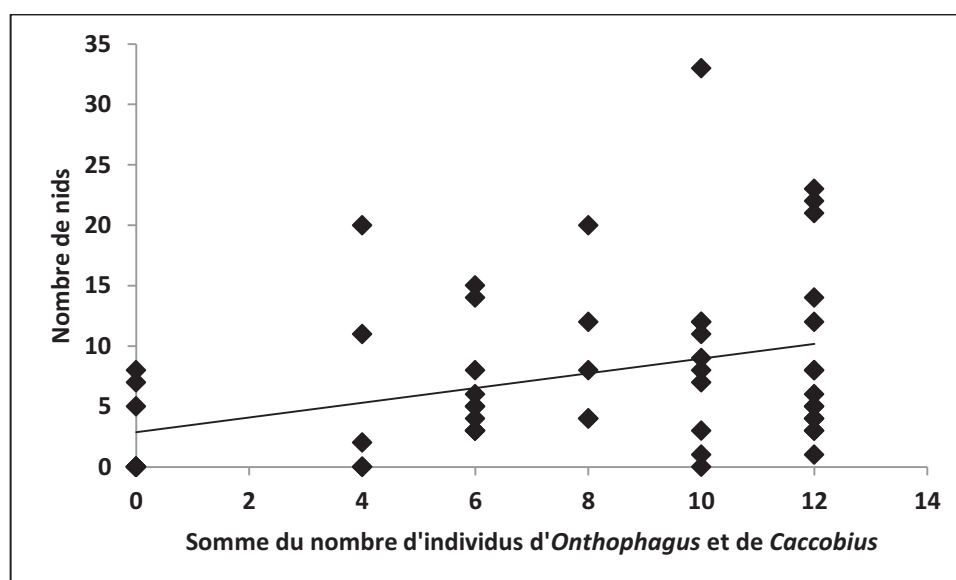


Figure 54: Nombre de nids au terme de l'expérience en fonction du nombre total d'individus d'*Onthophagus* et de *Caccobius* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

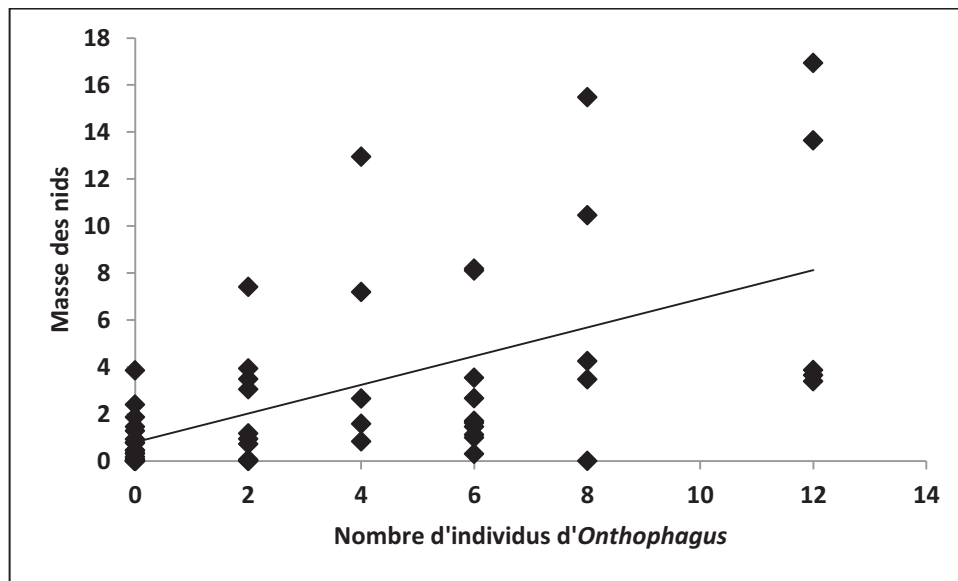


Figure 55: Masse sèche des nids au terme de l'expérience en fonction du nombre total d'*Onthophagus* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.2 Masse végétale sèche

La masse végétale sèche a constitué le principal biais de notre expérience. Cette quantité a été mesurée afin d'évaluer son influence sur les différents paramètres du sol. Cette masse végétale est positivement corrélée au nombre et à la masse des nids pédotrophiques (Tableau 11). Bien que ce résultat soit difficile à interpréter du fait de l'absence de contrôle de l'ensemencement initial naturel en graines dans des différents mésocosmes, cette corrélation pourrait être en partie attribuée à la germination de graines contenues dans les déjections et enfouies par les insectes (Fig. 56).

Tableau 11: Paramètres du GLM influençant la masse végétale sèche
(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Masse végétale sèche					
	Intercept	0,22	0,62	0,35	0,729
	Nb de nids	0,14	0,04	3,20	0,002
	OV	0,02	0,09	0,21	0,837
	CE	0,04	0,09	0,50	0,619
	OV : CE	-0,00	0,03	-0,24	0,809
	Intercept	0,40	0,41	0,98	0,333
	Nb de nids	0,14	0,04	3,43	0,001
	Intercept	0,82	0,58	1,42	0,161
	Masse des nids	0,26	0,09	2,96	0,005
	OV	-0,06	0,11	-0,60	0,550
	CE	0,03	0,09	0,34	0,738
	OV : CE	-0,01	0,03	-0,22	0,828
	Intercept	0,78	0,36	2,19	0,033
	Masse des nids	0,22	0,07	3,07	0,003



Figure 56 : Graine ayant germé dans une pelote fécale enfouie dans un des mésocosmes.

4.2.3.3 Perte de matière organique des bouses

La perte de matière organique des bouses (exprimée en poids sec) est la mesure la plus largement utilisée pour évaluer le recyclage des déjections par les insectes coprophages. Les différences de richesse spécifique n'ont pas d'effet significatif sur la diminution de matière (F=0,206, p=0,815). Toutefois la perte de matière apparaît positivement corrélée au nombre d'individus d'*Onthophagus* et (en limite de significativité) de *Colobopterus* (Tableau 12, Fig.57).

Tableau 12: Paramètres du GLM influençant le pourcentage de perte de matière organique sèche des bouses

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Perte de matière organique des bouses	Intercept	22,32	4,19	5,33	2,87e-06
	Masse végétale	0,18	0,59	0,31	0,754
	OV	1,31	0,49	2,68	0,010
	CE	0,90	0,48	1,86	0,070
	CS	0,28	0,48	0,57	0,569
	OV : CE	0,02	0,14	0,14	0,888
	OV : CS	-0,00	0,14	-0,01	0,991
	CE : CS	-0,10	0,14	-0,73	0,469
	OV : CE : CS	0,06	0,08	0,70	0,484
	Intercept	22,45	4,13	5,44	1,89e-06
	OV	1,33	0,48	2,78	0,008
	CE	0,90	0,48	1,87	0,067
	CS	0,27	0,48	0,57	0,571
	OV : CE	0,02	0,14	0,12	0,905
	OV : CS	-0,00	0,14	-0,03	0,979
	CE : CS	-0,10	0,14	-0,69	0,491
	OV : CE : CS	0,06	0,08	0,77	0,446

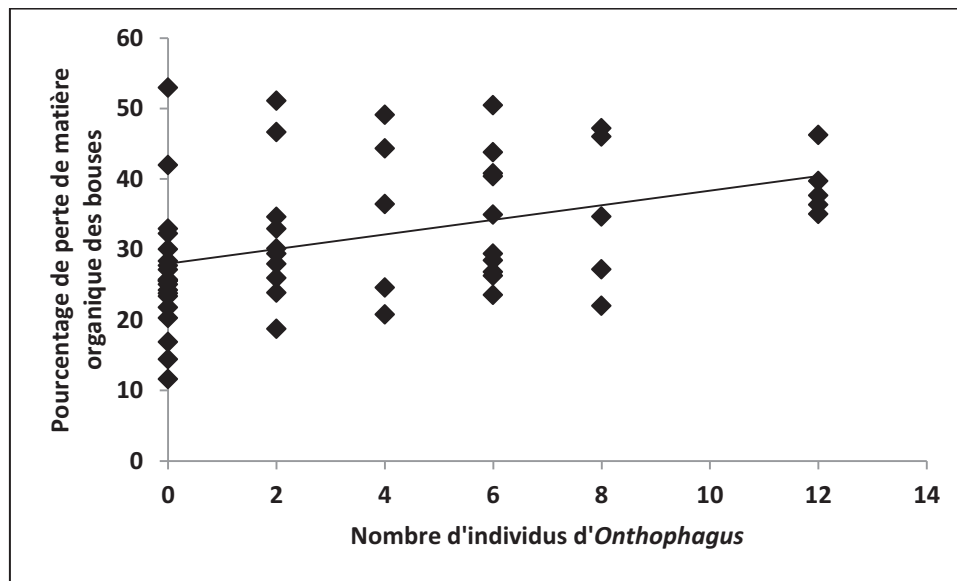


Figure 57: Pourcentage de perte de matière organique sèche au terme de l'expérience (5 mois) en fonction du nombre d'individus d'*Onthophagus* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.4 Teneur minérale des déjections

Les différences de teneur en matière minérale des déjections ne sont pas significatives selon les modalités ($F=0,989$, $p=0,380$). Toutefois la teneur en matière minérale apparaît positivement corrélée au nombre d'individus d'*Onthophagus* et (en limite de significativité) à l'interaction entre *Onthophagus* et *Colobopterus* (Tableau 13, Fig. 58).

Tableau 13: Paramètres du GLM influençant la teneur minérale des déjections

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Teneur en matière minérale des bouses	Intercept	27,69	3,32	8,34	9,37e-11
	Masse végétale	0,15	0,46	0,33	0,74
	OV	1,55	0,39	4,00	<0,001
	CE	0,60	0,38	1,58	0,121
	CS	0,60	0,38	1,56	0,125
	OV : CE	0,22	0,11	1,94	0,059
	OV : CS	0,08	0,11	0,73	0,467
	CE : CS	-0,02	0,11	-0,20	0,842
	OV : CE : CS	0,01	0,06	0,22	0,829
	Intercept	27,80	3,27	8,49	4,77e-11
	OV	1,57	0,38	4,14	<0,001
	CE	0,60	0,38	1,59	0,118
	CS	0,60	0,38	1,57	0,123
	OV : CE	0,21	0,11	1,94	0,059
	OV : CS	0,08	0,11	0,73	0,471
	CE : CS	-0,02	0,11	-0,15	0,881
	OV : CE : CS	0,02	0,06	0,27	0,787

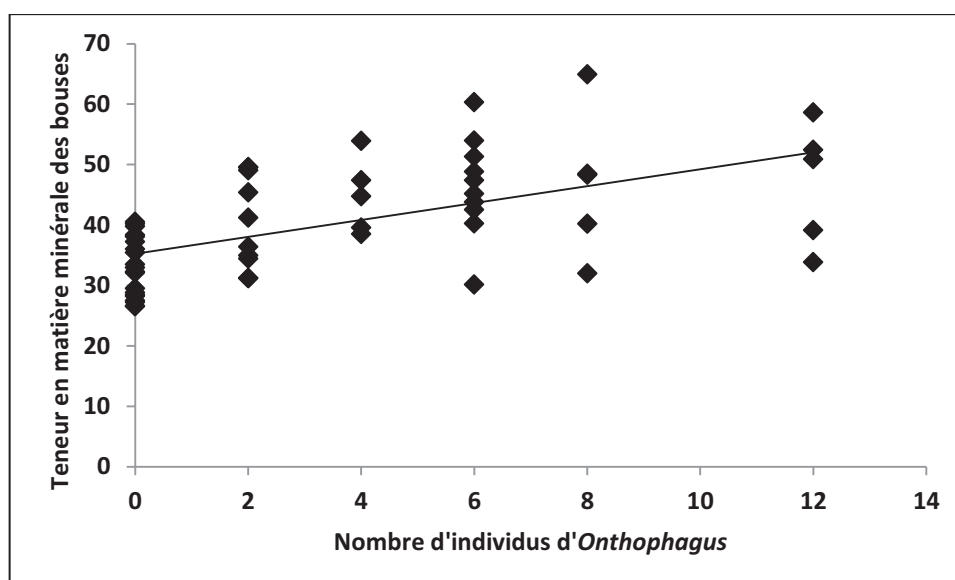


Figure 58: Teneur en matière minérale des déjections (%) au terme de l'expérience (5 mois) en fonction du nombre d'individus d'*Onthophagus* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.5 Pourcentages d'azote et de carbone dans les déjections par rapport au poids sec

Aucun effet significatif de la richesse spécifique n'a pu être mis en évidence sur les teneurs en nutriments ($F=1,718$, $p=0,190$; $F=1,36$, $p=0,267$ pour l'azote et le carbone, respectivement). Les pourcentages d'azote et de carbone dans les déjections au terme de l'expérience étaient négativement corrélés au nombre d'individus d'*Onthophagus* et à l'interaction entre *Onthophagus* et *Colobopterus* (Tableau 14, Fig. 59, 60). Le nombre d'individus de *Colobopterus* était également corrélé négativement au pourcentage de carbone, en limite de significativité. Les valeurs moyennes étaient de 2,78% d'azote et de 37,31% de carbone par rapport à la masse sèche des déjections pour les mésocosmes sans insectes ($n = 5$). Elles étaient supérieures aux valeurs de tout autre mésocosme contenant des insectes et pour lesquels les pourcentages moyens ($n = 50$) étaient de 2,28% pour l'azote et 30,00% pour le carbone.

Tableau 14: Paramètres du GLM influençant les teneurs en azote et carbone dans les déjections par rapport au poids sec (%)

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Teneur en azote des déjections	Intercept	2,79	0,14	20,40	< 2e-16
	Masse végétale	-0,01	0,02	-0,62	0,541
	OV	-0,04	0,02	-2,81	0,007
	CE	-0,02	0,02	-1,52	0,136
	CS	-0,02	0,02	-1,38	0,175
	OV : CE	-0,01	0,00	-2,30	0,026
	OV : CS	-0,01	0,00	-1,10	0,278
	CE : CS	0,00	0,00	0,50	0,617
	OV : CE : CS	-0,00	0,00	-0,22	0,823
	Intercept	2,78	0,14	20,57	< 2e-16
	OV	-0,05	0,02	-2,96	0,005
	CE	-0,02	0,02	-1,53	0,134
	CS	-0,02	0,02	-1,37	0,176
	OV : CE	-0,01	0,00	-2,27	0,028
	OV : CS	-0,00	0,00	-1,08	0,286
	CE : CS	0,00	0,00	0,41	0,683
	OV : CE : CS	-0,00	0,00	-0,32	0,748
Teneur en carbone	Intercept	37,43	1,89	19,76	< 2e-16
	Masse végétale	-0,18	0,26	-0,66	0,510
	OV	-0,67	0,22	-3,02	0,004
	CE	-0,40	0,22	-1,81	0,077
	CS	-0,34	0,22	-1,54	0,131
	OV : CE	-0,13	0,06	-2,09	0,042
	OV : CS	-0,07	0,06	-1,04	0,305
	CE : CS	0,03	0,06	0,46	0,645
	OV : CE : CS	-0,00	0,04	-0,12	0,902
	Intercept	37,31	1,87	19,90	< 2e-16
	OV	-0,69	0,22	-3,18	0,003
	CE	-0,39	0,22	-1,82	0,075
	CS	-0,33	0,22	-1,53	0,133
	OV : CE	-0,13	0,06	-2,06	0,045
	OV : CS	-0,06	0,06	-1,01	0,316
	CE : CS	0,02	0,06	0,36	0,718
	OV : CE : CS	-0,00	0,03	-0,23	0,822

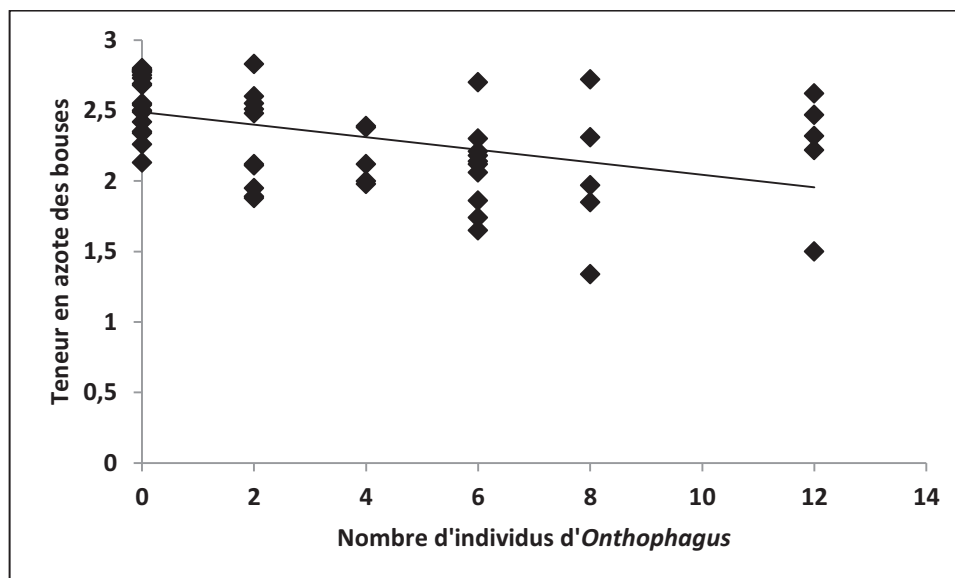


Figure 59: Teneur en azote des déjections par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction du nombre d'individus d'*Onthophagus* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

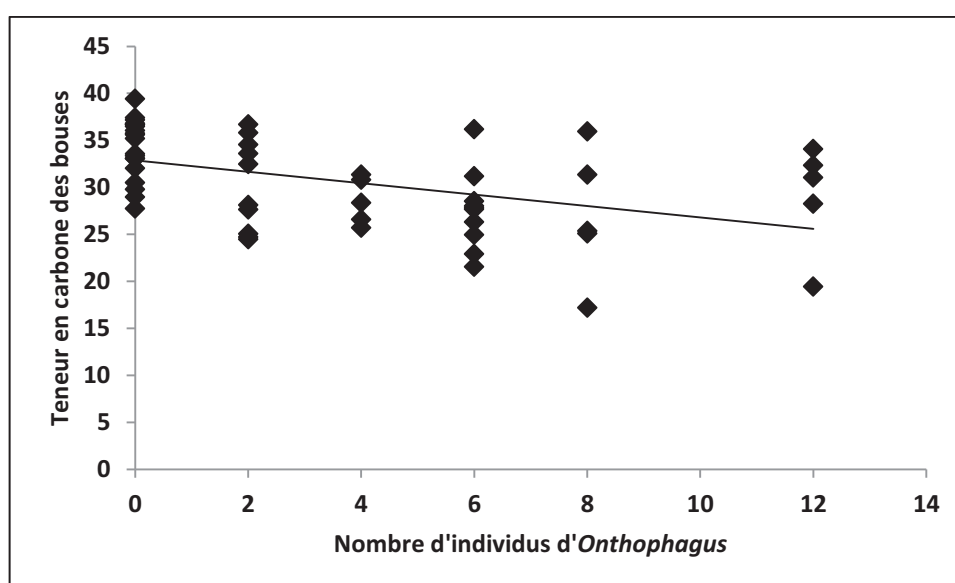


Figure 60: Teneur en carbone des déjections par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction du nombre d'individus d'*Onthophagus* dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.6 Perte de litière

La perte de litière n'a pas été modifiée par la richesse spécifique dans les mésocosmes ($F=0,076$, $p=0,927$). Bien que cette diminution n'ait pas été affectée significativement par telle ou telle espèce ou leurs interactions (Tableau 15), celle-ci a été significativement moins

importante en l'absence de déjections (Tableau 16) ($H=4,811$, $p=0,028$). La présence de bouse en surface permet sans doute de stimuler l'activité des micro-organismes décomposeurs de la litière dans le sol. Cependant, lorsque la biomasse des insectes était élevée, la différence avec les mésocosmes sans déjection n'est plus significative ($H=1,844$, $p=0,174$).

Tableau 15 : Paramètres du GLM influençant le pourcentage de perte de litière
(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Perte de litière dans le sol	Intercept	42,93	1,71	25,12	<2e-16
	Masse végétale	-0,07	0,24	-0,27	0,786
	OV	-0,10	0,20	-0,51	0,609
	CE	-0,02	0,20	-0,08	0,939
	CS	-0,07	0,20	-0,37	0,712
	OV : CE	0,02	0,06	0,32	0,748
	OV : CS	-0,00	0,06	-0,02	0,985
	CE : CS	-0,05	0,06	-0,93	0,358
	OV : CE : CS	0,02	0,03	0,58	0,565
	Intercept	42,88	1,68	25,46	<2e-16
	OV	-0,11	0,20	-0,57	0,572
	CE	-0,01	0,20	-0,08	0,939
	CS	-0,07	0,20	-0,37	0,714
	OV : CE	0,02	0,06	0,35	0,730
	OV : CS	-0,00	0,06	-0,01	0,995
	CE : CS	-0,06	0,06	-0,99	0,325
	OV : CE : CS	0,02	0,03	0,55	0,585

Tableau 16 : Valeurs moyennes des paramètres du sol en fonction des traitements des différents mésocosmes

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Traitement	Perte de litière du sol (%)	Quantité d'azote minéral (mg.g-1 sol sec)	Quantité de nitrates (mg.g-1 sol sec)	Rapport NH4/NO3	Quantité de carbone lessivable (µg.g-1 sol sec)	Quantité d'azote microbien (µg.g-1 sol sec)	Quantité de carbone microbien (µg.g-1 sol sec)
Sol nu	36,00	4,53	2,58	0,88	102,61	18,08	199,90
Témoin bouse	42,88	15,62	13,13	0,20	113,81	21,98	212,72
Mono OV	41,33	9,00	7,57	0,26	111,63	20,95	211,12
Mono CE	43,06	13,02	11,62	0,12	115,23	24,75	231,55
Mono CS	42,01	15,91	12,47	0,25	111,12	23,55	222,41
Bi OV-CE	42,97	14,20	13,14	0,09	113,15	24,60	225,02
Bi OV-CS	41,54	11,15	10,13	0,10	109,26	21,95	210,02
Bi CE-CS	40,67	8,85	7,25	0,29	113,72	20,81	221,88
Tri OV-CE-CS	42,97	15,88	14,11	0,13	114,57	24,74	232,24
Tri OV	43,00	7,25	5,75	0,41	115,59	18,96	201,04
Tri CE	41,18	14,74	12,82	0,26	115,36	23,83	208,98
Tri CS	41,66	9,23	7,92	0,22	111,42	23,46	226,32

4.2.3.7 Pourcentages d'azote et de carbone dans le sol

Les pourcentages d'azote et de carbone dans le sol n'ont pas été modifiés par le nombre d'espèces dans les mésocosmes ($F=0,275$, $p=0,761$; $F=0,270$, $p=0,764$ pour l'azote et le carbone, respectivement). Par contre ces valeurs ont été positivement affectées par la masse végétale sèche (Fig. 61, 62) alors qu'elles l'étaient négativement par le nombre de *Colobopterus* (en limite de significativité pour le carbone) (Tableaux 17, 18). La biomasse végétale tendrait donc à faire augmenter les teneurs en azote et carbone du sol, probablement en raison des réseaux racinaires associés riches en nutriments.

Tableau 17 : Paramètres du GLM influençant la teneur en azote du sol par rapport au poids sec (%)

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Teneur en azote du sol	Intercept	2,20e-01	1,08e-02	20,365	<2e-16
	OV	-1,97e-04	1,26e-03	-0,156	0,876
	CE	-2,88e-03	1,24e-03	-2,313	0,025
	CS	-8,90e-05	1,24e-03	-0,072	0,943
	Masse végétale	3,53e-03	1,51e-03	2,341	0,024
	OV : CE	4,03e-04	3,64e-04	1,107	0,274
	OV : CS	-3,35e-04	3,63e-04	-0,921	0,362
	CE : CS	-3,62e-05	3,68e-04	-0,098	0,922
	OV : CE : CS	-1,10e-04	2,01e-04	-0,545	0,589
	Intercept	0,22	0,01	20,61	<2e-16
	Masse végétale	0,00	0,00	2,26	0,028
	OV	-0,00	0,00	-0,20	0,840
	CE	-0,00	0,00	-2,29	0,026
	CS	-0,00	0,00	-0,66	0,515
	Intercept	0,22	0,00	44,67	<2e-16
	Plant dry mass	0,00	0,00	2,31	0,025
	CE	-0,00	0,00	-2,63	0,011

Tableau 18 : Paramètres du GLM influençant le pourcentage de carbone dans le sol

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Teneur en carbone du sol	Intercept	2,09	0,12	17,90	<2e-16
	OV	0,00	0,01	0,22	0,826
	CE	-0,02	0,01	-1,75	0,088
	CS	0,00	0,01	0,27	0,789
	Masse végétale	0,03	0,02	2,05	0,046
	OV : CE	0,00	0,00	0,94	0,351
	OV : CS	-0,00	0,00	-0,77	0,444
	CE : CS	0,00	0,00	0,03	0,975
	OV : CE : CS	-0,00	0,00	-0,48	0,631
	Intercept	2,02	0,04	48,73	<2e-16
	Masse végétale	0,03	0,02	2,07	0,04

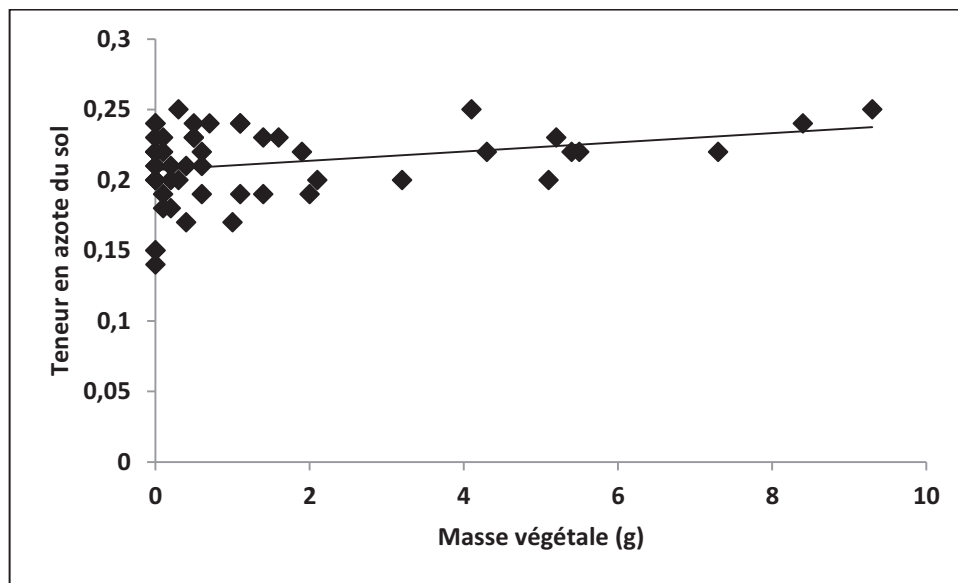


Figure 61 : Teneur en azote du sol par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

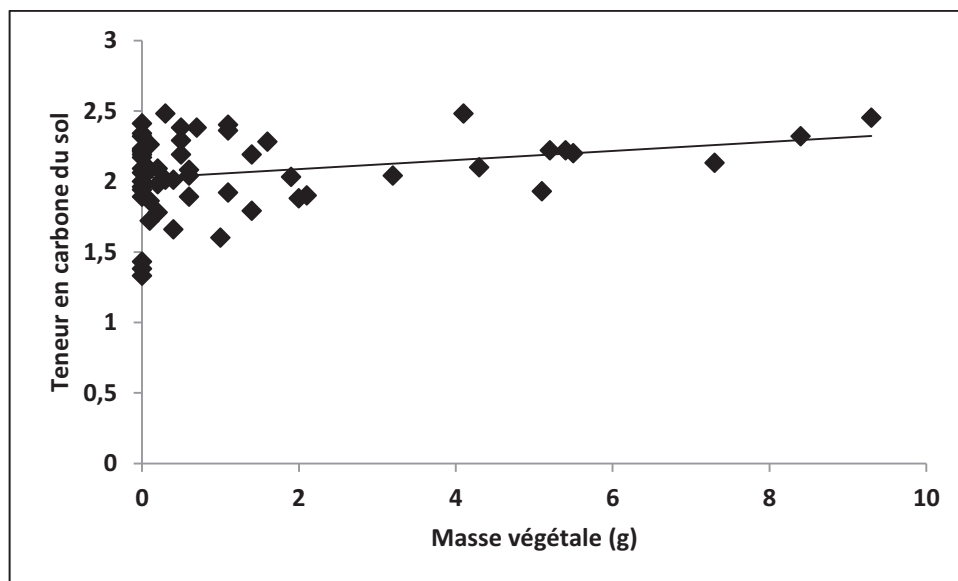


Figure 62 : Teneur en carbone du sol par rapport au poids sec (%) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.8 Azote minéral

La teneur en azote minéral du sol n'a pas été influencée significativement par le nombre d'espèces présentes dans les mésocosmes ($F=0,153$, $p=0,858$). Par contre cette teneur a été affectée négativement par la masse de végétation qui a poussé dans les mésocosmes en raison de l'utilisation de cette forme minérale d'azote par les plantes (Fig 63). Cette teneur était significativement réduite en l'absence de déjections, confirmant l'important apport azoté représentée par celles-ci ($H=6,818$, $p=0,009$). Cette différence a également été observée entre le mésocosme sans déjections et celui contenant la plus forte biomasse ($H=3,938$, $p=0,047$). En limite de significativité, la présence des individus d'*Onthophagus vacca* seuls dans les mésocosmes a un effet négatif sur la teneur en azote minéral alors que l'interaction entre les trois espèces se traduit par un effet positif (Tableau 19). Le rapport NH_4/NO_3 n'a pas été modifié par le nombre d'espèces présentes dans les mésocosmes ($F=1,387$, $p=0,260$). Par contre, à l'instar de la teneur minérale en azote, ce rapport a été influencé de manière positive par la masse végétale présente, lié vraisemblablement à un prélèvement préférentiel des plantes en nitrates (NO_3) (Fig 64). Comparé au sol nu (pas de bouse déposée en surface), les bouses en absence d'insectes et celles colonisées par la plus forte biomasse d'insectes ont contribué à un apport significatif en nitrates ($H=6,818$, $p=0,009$; $H=4,811$, $p=0,028$, respectivement), induisant une chute significative du rapport NH_4/NO_3 ($H=6,818$, $p=0,009$; $H=4,811$, $p=0,028$, respectivement). En limite de significativité, l'interaction entre *Onthophagus* et *Caccobius* a influencé négativement le rapport NH_4/NO_3 (Tableau 20).

Tableau 19 : Paramètres du GLM influençant la teneur en azote minéral du sol

(CE : *Coloboapterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Quantité d'azote minéral	Intercept	16,66	2,24	7,45	1,95e-09
	OV	-0,45	0,26	-1,71	0,094
	CE	-0,15	0,26	-0,59	0,559
	CS	-0,06	0,26	-0,24	0,813
	Masse végétale	-1,53	0,31	-4,89	1,26e-05
	OV : CE	0,06	0,08	0,76	0,450
	OV : CS	-0,08	0,08	-1,02	0,311
	CE : CS	-0,09	0,08	-1,22	0,229
	OV : CE : CS	0,08	0,04	1,80	0,078
	Intercept	14,51	0,81	17,89	< 2e-16
	Masse végétale	-1,57	0,30	-5,18	3,53e-06

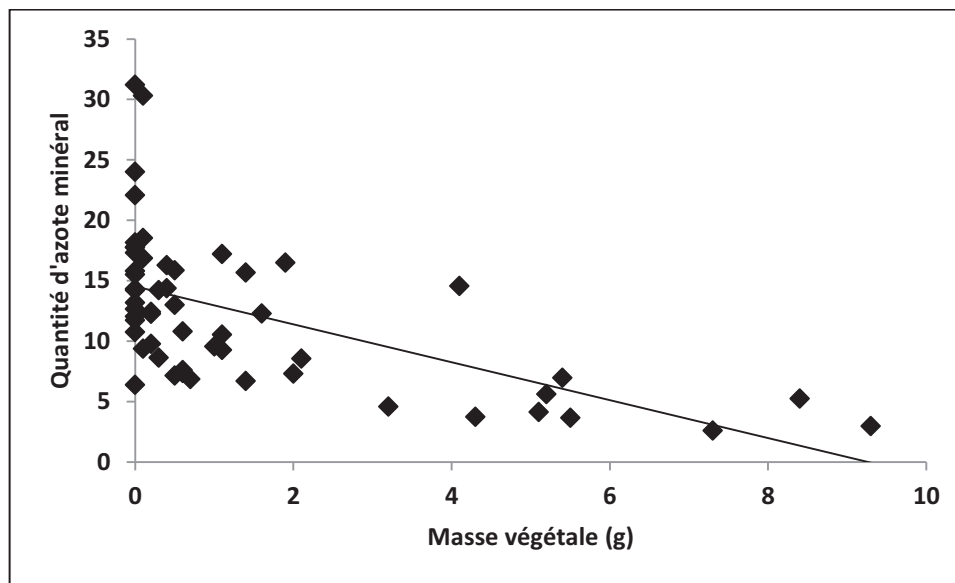


Figure 63 : Quantité d'azote minéral du sol (mg g⁻¹ sol sec) au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

Tableau 20 : Paramètres du GLM influençant le rapport NH₄/NO₃ dans le sol
(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Rapport NH ₄ /NO ₃	Intercept	1,64e-01	4,65e-02	3,53	<0,001
	Masse végétale	5,56e-02	6,49e-03	8,57	4,37e-11
	OV	1,62e-03	5,42e-03	0,30	0,767
	CE	-5,98e-03	5,36e-03	-1,11	0,270
	CS	3,89e-03	5,36e-03	0,73	0,472
	OV : CE	-1,06e-03	1,57e-03	-0,68	0,501
	OV : CS	-3,14e-03	1,56e-03	-2,01	0,051
	CE : CS	2,96e-04	1,58e-03	0,19	0,852
	OV : CE : CS	1,82e-05	8,68e-04	0,02	0,983

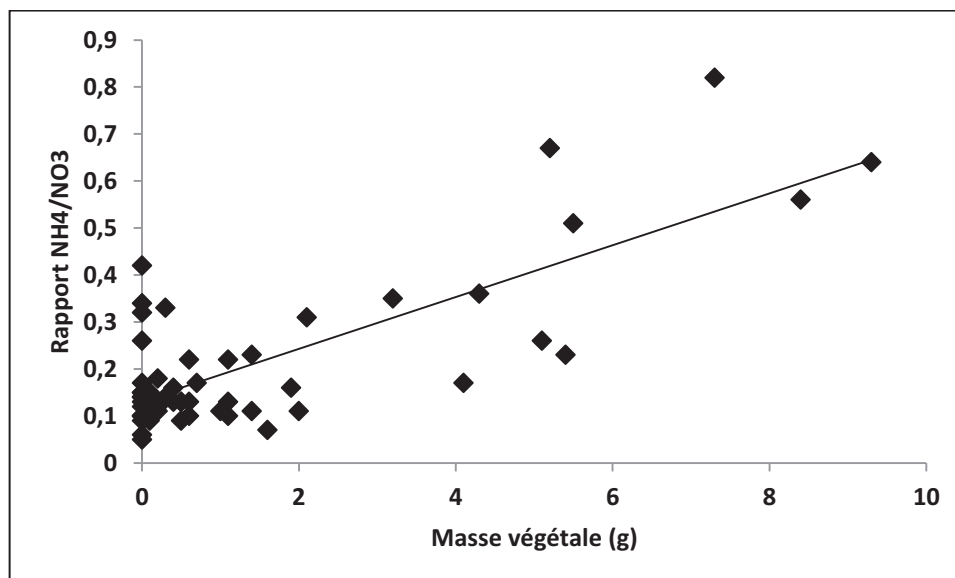


Figure 64 : Valeurs du rapport NH_4/NO_3 dans le sol au terme de l'expérience en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre ces deux variables.

4.2.3.9 Azote et carbone microbiens et lessivage du carbone

Le nombre d'espèces différentes introduites dans les mésocosmes n'a pas eu d'effet significatif sur la teneur en azote et en carbone microbiens, ni sur le carbone lessivable ($F=0,087$, $p=0,917$; $F=0,096$, $p=0,908$; $F=0,371$, $p=0,693$ pour l'azote microbien, le carbone microbien et le carbone lessivable, respectivement). Le carbone lessivable ainsi que le carbone microbien n'ont été modifiés par aucun paramètre (Tableaux 21, 22). L'azote microbien, quant à lui, était négativement corrélé à la masse végétale sèche (Tableau 22) (Fig. 65). Bien que les valeurs moyennes de ces trois variables étaient plus faibles pour le sol sans bouse en surface que pour tout autre traitement, les différences ne se sont pas avérées significatives ($H=1,333$, $p=0,248$; $H=0,750$, $p=0,386$; $H=3$, $p=0,083$ pour le carbone microbien, l'azote microbien et le carbone lessivable, respectivement). Il en est de même pour la comparaison entre le mésocosme à sol nu et les mésocosmes avec la plus forte biomasse en insectes ($H=0,75$, $p=0,386$; $H=1,333$, $p=0,248$; $H=2,083$, $p=0,149$ pour le carbone microbien, l'azote microbien et le carbone lessivable, respectivement).

Tableau 21 : Paramètres du GLM influençant la quantité d'azote microbien du sol ($\mu\text{g.g}^{-1}$ sol sec) en fonction de la masse végétale sèche, des espèces et de leurs interactions

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Quantité de carbone microbien	Intercept	214,43	14,05	15,26	<2e-16
	Masse végétale	-2,02	1,89	-1,06	0,294
	OV	-0,12	1,64	-0,07	0,944
	CE	1,21	1,62	0,75	0,458
	CS	1,05	1,62	0,65	0,521
	OV : CE	-0,04	0,47	-0,09	0,925
	OV : CS	-0,23	0,47	-0,49	0,627
	CE : CS	-0,06	0,48	-0,12	0,902
	OV : CE : CS	0,13	0,26	0,50	0,623
	Intercept	212,72	13,98	15,21	<2e-16
	OV	-0,39	1,62	-0,24	0,813
	CE	1,25	1,62	0,77	0,444
	CS	1,07	1,62	0,66	0,514
	OV : CE	0,01	0,47	0,02	0,987
	OV : CS	-0,19	0,47	-0,39	0,696
	CE : CS	-0,15	0,47	-0,32	0,751
	OV : CE : CS	0,09	0,26	0,36	0,721
Quantité d'azote microbien dans le sol	Intercept	22,47	1,60	14,08	5,59e-16
	Masse végétale	-0,58	0,22	-2,70	0,011
	OV	-0,09	0,19	-0,47	0,641
	CE	0,23	0,18	1,26	0,216
	CS	0,16	0,18	0,86	0,397
	OV : CE	0,02	0,05	0,42	0,680
	OV : CS	-0,03	0,05	0,55	0,588
	CE : CS	-0,06	0,05	-1,08	0,285
	OV : CE : CS	0,03	0,03	1,16	0,252

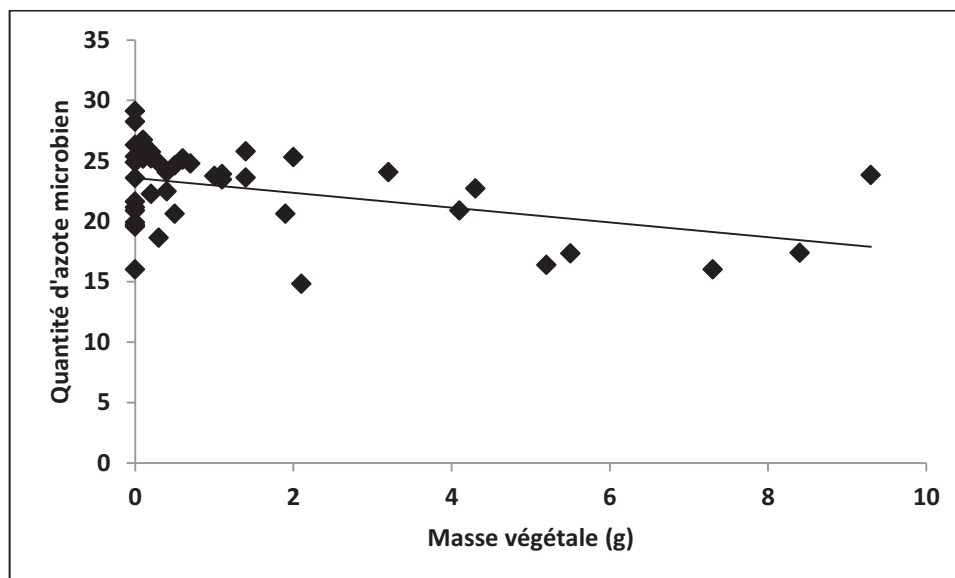


Figure 65: Quantité d'azote microbien du sol ($\mu\text{g.g}^{-1}$ dry soil) au terme de l'expérience (5 mois) en fonction de la masse végétale sèche dans les mésocosmes. La droite représente la régression linéaire entre les deux variables.

Tableau 22 : Paramètres du GLM influençant la quantité de carbone lessivable dans le sol ($\mu\text{g.g}^{-1}$ sol sec)

(CE : *Colobopterus erraticus* ; CS : *Caccobius schreberi* ; OV : *Onthophagus vacca*).

Variables	Paramètres	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
Quantité de carbone lessivable	Intercept	113,33	3,70	30,63	<2e-16
	Masse végétale	0,57	0,50	1,13	0,265
	OV	-0,20	0,43	-0,46	0,649
	CE	0,12	0,43	0,29	0,776
	CS	-0,26	0,43	-0,60	0,553
	OV : CE	0,02	0,12	0,12	0,902
	OV : CS	-0,04	0,12	-0,33	0,739
	CE : CS	-0,02	0,13	-0,14	0,889
	OV : CE : CS	0,04	0,07	0,57	0,574
	Intercept	1,14e+02	3,69e+00	30,84	<2e-16
	OV	-1,23e-01	4,28e-01	-0,29	0,776
	CE	1,11e-01	4,28e-01	0,26	0,796
	CS	-2,61e-01	4,28e-01	-0,61	0,546
	OV : CE	7,56e-04	1,25e-01	0,01	0,995
	OV : CS	-5,48e-02	1,25e-01	-0,44	0,663
	CE : CS	7,82e-03	1,25e-01	0,06	0,950
	OV : CE : CS	4,93e-02	6,85e-02	0,72	0,477

4.2.4 Discussion

4.2.4.1 Méthodologie

La masse des végétaux qui avaient poussé dans les mésocosmes a interféré sur une partie des paramètres de composition chimique du sol mesurés en fin d'expérience. Dans ces conditions, un contrôle strict pour limiter toute présence de végétaux dans les mésocosmes s'avère nécessaire. Les plantes influencent les teneurs en nutriments, à la fois par leurs prélèvements, principalement d'origine minérale, et par leur action sur la biomasse organique du sol (notamment au niveau des racines avec la présence de bactéries). Dans notre étude, la masse végétale était positivement corrélée avec les teneurs en azote et carbone dans le sol et avec le rapport NH_4/NO_3 , et négativement corrélée avec les quantités d'azote minéral et d'azote microbien. Il apparaît nettement que les végétaux, qui se sont développées dans les mésocosmes de manière a priori aléatoire, ont prélevé une partie de l'azote minéral, avec un prélèvement préférentiel des nitrates. L'augmentation du taux d'azote et de carbone dans le sol corrélée avec une plus grande biomasse végétale semble liée à la présence d'azote et de carbone sous forme organique, probablement en raison de la présence des racines dans le sol. La corrélation positive avec le nombre et la masse de nids pédotrophiques enfouis par les bousiers semble plus difficile à interpréter. Toutefois, l'observation de graines ayant germé dans les pelotes fécales enfouies (fig. 56) tend à indiquer que les pelotes peuvent à la fois alimenter la banque de graines et servir d'apports en nutriments favorisant la germination.

À l'issue de l'expérimentation et avant d'effectuer les analyses chimiques, la terre avait été tamisée pour retirer les insectes et les pelotes fécales. Les teneurs en nutriments dans le sol n'ont donc été affectées par ces sources possibles d'azote et carbone. Les pelotes fécales enfouies constituent des sources de nutriments très localisées dans le sol. Yamada et al. (2007) avaient pris le parti de les mélanger au sol, ce qui peut augmenter les teneurs en nutriments du sol. Il apparaît de ce fait difficile de ne pas surestimer (broyage et mélange avec le sol) ou sous-estimer (tamisage et élimination avant d'effectuer les analyses) l'apport en nutriments représenté par les pelotes enterrées par les fousisseurs. Par ailleurs, les analyses ont été réalisées sur le premier horizon du sol (i.e. les 10 premiers centimètres), alors que les onthophages enterrent l'essentiel de leurs pelotes à une profondeur comprise entre 10 et 20 cm. Il est ainsi possible d'avoir sous-estimé l'effet de cette espèce dans le sol en n'analysant que le premier horizon.

Par ailleurs, Yamada et al. (2007) ont montré que l'augmentation de la densité de bousiers fousseurs entraînait une disparition plus rapide de la déjection, accompagnée par un transfert plus important de nutriments. Dans notre étude, le nombre d'individus a été fixé dès l'origine (12 individus), ce qui a permis de faire varier la biomasse en fonction des arrangements d'espèces (Tableau 9). Cette biomasse est fortement corrélée à la perte de matière organique des bouses, ce qui signifie que l'intensité de leur dégradation dépend de la masse des insectes présents. Ce résultat confirme qu'il est nécessaire de prendre en compte ce paramètre dans les études sur le lien entre diversité et fonctionnement (O'Hea et al., 2010; Reiss et al., 2011).

4.2.4.2 Fonctions écologiques

Disparition des bouses

Notre étude a montré que c'est l'identité des espèces et surtout leurs traits de vie qui influençaient la disparition des bouses plutôt que la diversité dans les assemblages. Certaines études ont montré que l'effet de la richesse spécifique sur le fonctionnement du sol ne se faisait sentir qu'en cas de perturbation (présence de molécules toxiques dans les déjections après un traitement vétérinaire, par exemple) ou lors de conditions environnementales limitantes (par exemple humidité du sol) (Beynon et al., 2012; Collison et al., 2013).

Onthophagus vacca, la plus grosse espèce testée, a le plus participé à la disparition des bouses. *Colobopterus erraticus* y a également participé, mais dans une moindre mesure. Cependant, aucune interaction interspécifique n'a pu être détectée entre les espèces en présence, contrairement à l'étude de O'Hea et al. (2010) qui avait montré des effets positifs (entre mouches et vers), négatifs (entre bousiers et vers) et neutres (entre mouches et bousiers).

La mesure du taux de disparition des bouses ne doit prendre en compte que la perte de la matière organique et non la perte de matière dans sa globalité. Owen et al. (2006) ont notamment observé qu'en présence de bousiers la masse des déjections (poids sec) était supérieure à celle mesurée en absence d'insectes, en raison essentiellement de l'incorporation par les insectes de particules de sol (terre provenant de l'excavation des nids pédotrophiques, par exemple). Nos résultats ont montré que la fraction minérale des déjections était corrélée

avec le nombre d'*Onthophagus vacca* présents. Parmi les trois espèces utilisées, celle-ci contribue donc majoritairement à l'incorporation de particules de sol dans la déjection, probablement en raison de sa plus forte activité fouisseuse liée à sa plus grande taille. On peut alors supposer que plus les pelotes fécales sont enfouies profondément, plus les galeries d'accès sont longues et donc plus la quantité de terre rejetée en surface et incorporée à la déjection est importante. Bien que les résultats sur les mesures de la fraction minérale incorporée dans les déjections soient à la limite de la significativité, *Onthophagus vacca* et *Colobopterus erraticus* font preuve d'une interaction positive en raison de la complémentarité de leurs traits de vie (enfouissement en profondeur pour *Onthophagus* ; travail du sol à l'interface sol-déjection pour *Colobopterus*). Pour autant, le paramètre richesse spécifique ne montre pas d'effet significatif. L'incorporation de particules de terre dans les déjections, liée à l'enfouissement des pelotes fécales, dépend donc plus ici de l'identité des espèces et de leur taille (qui se répercute sur la biomasse des bousiers) que du paramètre diversité de l'assemblage (c'est-à-dire le nombre d'espèces oeuvrant ensemble) (Fig. 66, 67, 68).

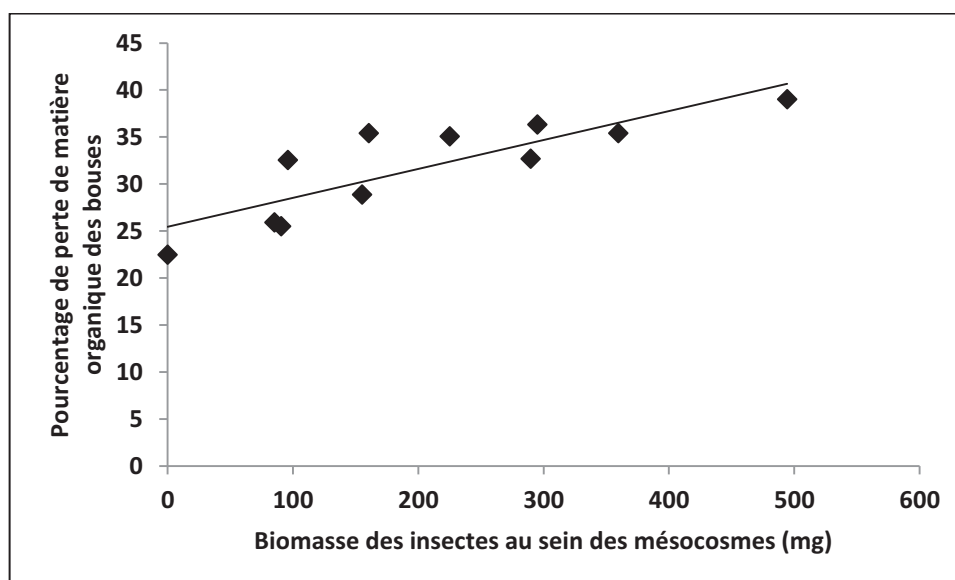


Figure 66 : Pourcentage moyen de perte (poids sec) de matière organique des bouses (pour chaque mésocosme) en fonction de la biomasse des insectes fouisseurs dans les mésocosmes (mg) (régression linéaire : $R^2 = 0,706$).

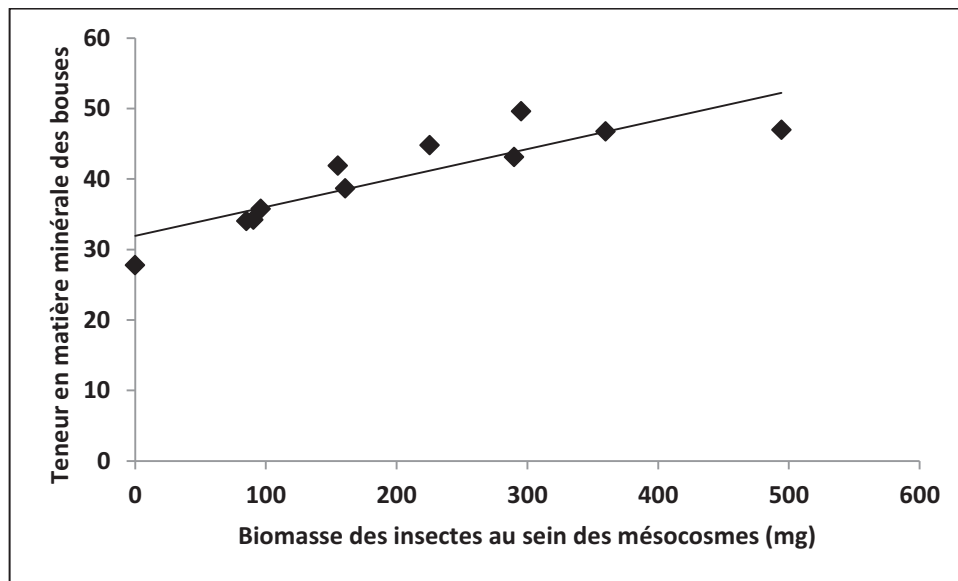


Figure 67: Teneur en matière minérale moyenne des bouses (pour chaque mésocosme) en fonction de la biomasse des insectes fouisseurs dans les mésocosmes (mg) (régression linéaire : $R^2 = 0,769$).

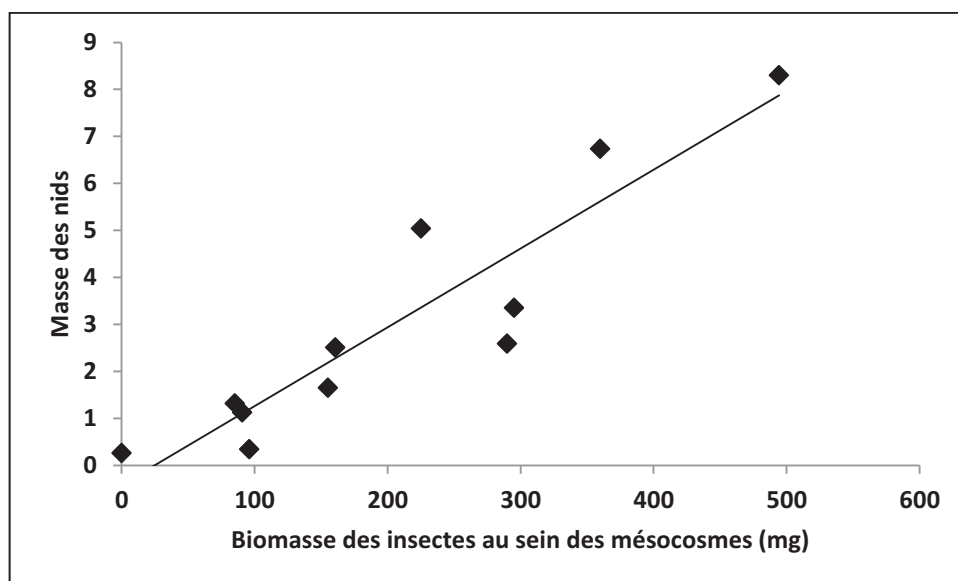


Figure 68: Masse moyenne (poids sec) des nids enfouis par les insectes (g) (pour chaque mésocosme) en fonction de leur biomasse dans les mésocosmes (régression linéaire : $R^2 = 0,846$).

Dispersion secondaire des graines

Les déjections peuvent être directement source de dispersion de graines ou favoriser la germination de certaines espèces végétales déjà présentes dans la banque de graines du sol en améliorant les conditions environnementales associées (humidité, nutriments) (Dai, 2000). La

dispersion secondaire des graines est effectuée par les insectes lors de l'enfouissement des pelotes fécales. Grâce à l'activité des fouisseurs, les graines présentes dans les déjections se retrouvent alors enterrées dans les pelotes riches en nutriments sous les déjections dans des conditions favorables à leur germination (Andresen & Levey, 2004). Dans les régions tropicales, l'enfouissement des graines par les bousiers contribue notamment à éviter leur prédation par les granivores et leur infection par des pathogènes (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Chambers & MacMahon, 1994; Shepherd & Chapman, 1998; Andresen & Levey, 2004; Nichols et al., 2008; Beaune et al., 2012). Dans notre étude, nous avons notamment observé une graine ayant germé à l'intérieur d'une pelote fécale (Fig. 56). Bien que l'on puisse difficilement en déduire une règle générale, l'enfouissement des pelotes fécales peut favoriser la germination de graines qui n'auraient pas été digérées lors de leur passage dans le tube digestif des animaux. En milieu tempéré, en raison du faible nombre de rouleurs et de la présence de fouisseurs constituant des nids très profonds (*Geotrupes*), les bousiers ne sont pas considérés comme des organismes très performants pour la sauvegarde des graines (D'hondt et al., 2008). L'étude de cette dispersion secondaire nécessite donc un protocole particulier si l'on veut faire un suivi. A la vue des résultats contradictoires entre milieu tropical et tempéré, il est fortement probable que les traits des différentes espèces conditionnent la réalisation de cette fonction écologique.

Recyclage des nutriments

Effet des déjections

Notre étude a montré que les déjections constituaient un apport important en nutriments pour le sol sous-jacent. Globalement, les déjections animales représentent un flux très important de nutriments et de matière organique, représentant 26% de l'azote ingéré et 15% de la matière sèche ingérée (Lançon, 1978; Haynes & Williams, 1993). En moyenne, chez les bovins la teneur en azote des bouses représente entre 2 et 2,8% de la quantité totale de matière sèche (MS) (Haynes & Williams, 1993). Les pourcentages d'azote mesurés dans les déjections au terme de notre étude étaient du même ordre de grandeur (moyennes comprises entre 1,97 et 2,78%). Dans notre étude, nous avons montré que les bouses avaient permis l'augmentation de la teneur en nitrates dans le sol sous-jacent.

L'azote dans les déjections se trouve principalement sous une forme organique, provenant de l'azote d'origine alimentaire non assimilé, de microorganismes et de l'azote d'origine endogène (desquamations, sécrétions digestives non réabsorbées) (Peyraud et al., 1995; Bloor et al., 2012). Lors de la décomposition initiale des déjections, une faible quantité d'azote se volatilise sous forme de NH_3 (Haynes & Williams, 1993). En parallèle, l'azote organique des bouses est minéralisé par les microorganismes, libérant des quantités importantes d'azote minéral, notamment sous forme de nitrates. Puisque la vitesse de minéralisation de l'azote organique est lente, le lessivage des nitrates des déjections est faible, avec potentiellement accumulation d'azote minéral au cours du temps (Wachendorf et al., 2008; Bloor et al., 2012). Nous avons montré également que la présence des bouses avait entraîné l'augmentation des teneurs en azote et carbone microbiens dans le sol, favorisant la disparition de la litière de feuilles par stimulation des micro-organismes. L'azote minéral produit est ainsi disponible pour les plantes, mais également pour les populations microbiennes. Les déjections animales ne constituent donc pas seulement une ressource alimentaire pour les bousiers, mais elles sont également une source importante d'azote et de carbone pour les micro-organismes du sol.

La quantité de carbone lessivable mesurée dans le sol entre 0 et 10 cm, au terme de notre étude, était plus importante lorsqu'une déjection était en surface. Toutefois, la teneur en carbone du sol n'a pas été modifiée par la présence d'une déjection en surface. Dans les bouses, la majeure partie du carbone est transformée en dioxyde de carbone (CO_2) durant les premières semaines qui suivent le dépôt des bouses, du fait de la respiration microbienne (Anderson & Coe, 1974). En utilisant un marquage isotopique (^{13}C), Bol et al. (2000) ont montré que plus de 80% du C était transféré de la bouse vers l'atmosphère au cours du temps et que 12,6% du C fécal persistait dans la couche superficielle du sol (0-5 cm) tandis que 4% du C fécal se retrouvait dans le lixiviat du sol (>30 cm de profondeur) suite à la disparition de la déjection.

Effets des bousiers

Nos résultats montrent que la présence des insectes se traduit par un transfert vertical de matière fécale modifiant ainsi les teneurs en nutriments des bouses. Dans les déjections, la perte de carbone et d'azote était dépendante de l'action d'*Onthophagus vacca* et de l'interaction entre *O. vacca* et *Colobopteris erraticus*. La forte activité d'enfouissement d'*O. vacca* entraîne une perte de matière organique de la bouse. Aucun effet lié à *Caccobius*

schreberi n'a pu être mis en évidence sur les teneurs en nutriments des bouses et du sol. Gillard (1967) a reporté que l'enfouissement des déjections réduisait la volatilisation de l'azote sous forme d'ammoniac (NH_3) tandis que Yokoyama et al. (1991a) ont montré que les bousiers augmentaient les taux de minéralisation. Plusieurs études ont également montré que la présence des bousiers permettait un plus grand transfert des nutriments, en particulier de l'azote et du carbone, de la déjection vers le sol (Yokoyama et al., 1991a; Owen et al., 2006; Yamada et al., 2007). En creusant des tunnels, les fousisseurs transportent de la matière fécale vers le sol environnant dans lequel l'azote et le carbone sont plus facilement décomposés par les micro-organismes. Nervo et al. (2014) ont notamment montré l'importance des fousisseurs en comparaison aux résidents dans la disparition des bouses. Toutefois, dans notre étude, il n'apparaît pas que les fousisseurs aient eu un rôle sur la distribution globale en nutriments dans le sol. Par l'enfouissement de matière fécale sous la forme de pelotes de nidification, ils contribuent à un ensemencement très localisé en matière organique. Il s'agit donc bien d'un transfert de matière de la déjection au sol mais ce transfert est très localisé et ses effets ne se ressentent pas dans la globalité du sol présent sous la déjection. L'hétérogénéité produite par les fousisseurs devrait avoir tendance à se lisser du fait de l'activité d'autres organismes du sol, comme les lombrics, exclus dans le cadre de notre étude. Toutefois, après 5 mois, les ressources relocalisées dans le sol ne sont pas encore complètement intégrées et elles constituent encore des entités distinctes.

Contrairement à l'étude d'Owen et al. (2006) qui a montré que l'activité de certains bousiers entraînait le mouvement de micro-organismes de la déjection vers le sol environnant et que la quantité de carbone microbien dans le sol était alors plus importante sous les déjections colonisées par les bousiers que sous celles non colonisées, nos résultats n'ont pas permis de montrer un effet des bousiers sur la biomasse microbienne et sur leur consommation de litière. L'impact présumé fort des bousiers sur la composition de la communauté microbienne, en créant un nouvel environnement pour les micro-organismes, n'a pas pu être mis en évidence. Les changements de composition spécifique des micro-organismes du sol induit par différents assemblages de bousiers mériteraient cependant d'être approfondis. Les bousiers contribuent notamment à l'aération des déjections et du sol, ce qui pourrait favoriser la présence de bactéries aérobies telles que les Nitrosomas et Nitrobacter qui participent à la nitrification. La conversion de l'azote organique en azote minéral, effectuée par des enzymes synthétisées par des micro-organismes, est essentielle puisqu'elle rend l'azote accessible aux plantes.

Le faible effet observé des bousiers sur les teneurs en nutriments du sol pourrait indiquer que les insectes permettent une utilisation plus rapide de ces nutriments évitant ainsi un sur-enrichissement du sol qui pourrait mener à l'apparition de refus. L'effet négatif de *C. erraticus* sur le pourcentage d'azote dans le sol abonderait dans ce sens. Yamada et al. (2007) ont notamment trouvé que les plantes étaient capables de prélever plus de nutriments lorsque les bousiers étaient présents. Les déjections solides peuvent avoir des effets significatifs sur la structure de la communauté végétale à travers le transfert de graines ou la création de conditions environnementales favorisant des espèces particulières. Un certain nombre d'études a montré une augmentation de la teneur en nutriments des plantes et de leur croissance à proximité des déjections en réponse à l'augmentation locale de la fertilité du sol (Williams & Haynes, 1995; Aarons et al., 2009). L'apport important très localisé de matière organique favorise plus la présence d'espèces végétales nitrophiles, telles que les graminées, aux dépens d'espèces à plus haute valeur pastorale telles que les légumineuses (Jørgensen & Jensen, 1997). Or l'augmentation de la production primaire à proximité des bouses s'applique à une surface importante (deux à cinq fois celle de la déjection) et elle peut persister plusieurs années (Haynes & Williams, 1993). Il est donc indispensable que le surplus d'azote soit redistribué rapidement afin d'éviter la perte de surface des pâturages de qualité.

On peut cependant s'interroger sur le fait que nous n'ayons pas incorporé par broyage les pelotes fécales au sol avant d'effectuer les analyses. Il s'agit effectivement d'apports locaux mais agrégatifs (un nid pédotrophique d'*O. vacca* peut compter jusqu'à une quinzaine de pelotes trophiques), difficiles à homogénéiser. Mais il s'agit d'une quantité importante de matière organique qui tôt ou tard va se mélanger au sol et apporter à la fois du carbone et de l'azote. Leur prise en compte aurait sans doute affermi nos résultats, en montrant un « effet coprophage » plus important que ce que nos résultats peuvent laisser supposer.

4.3 Conclusion

Bien que l'action des bousiers n'ait pas été aussi grande que ce que l'on pouvait s'attendre, les travaux en mésocosmes ont permis de développer une bonne alternative entre laboratoire et champ. L'étude monospécifique a montré que l'on avait une corrélation positive entre une augmentation des effectifs des bousiers et la diminution de matière des bouses mais aussi de la litière enfouie dans le sol. Ces effets indirects sur la litière du sol nécessiteraient de plus amples investigations car il s'agit de la première étude sur le sujet. L'étude plurispécifique a mis en valeur les différences fonctionnelles des espèces. Les espèces fouisseuses contribuent inégalement à la disparition des bouses et aux transferts des nutriments vers le sol. *Onthophagus vacca*, l'espèce la plus grosse, a montré de fortes capacités de nidification et donc d'échanges entre la bouse et le sol. La taille du corps est un facteur clé contrôlant l'efficacité d'élimination des déjections dans les assemblages mono ou plurispécifiques (Nervo et al., 2014). Les concentrations en nutriments du sol étaient toutefois peu influencées par la présence des insectes. Une explication envisagée peut être la non prise en compte des pelotes fécales. En les retirant du sol lors de l'étude, les teneurs en nutriments ont donc pu être sous-estimées. Il apparaît donc que les insectes ont, dans un premier temps, un impact très localisé sur la répartition des nutriments dans le sol. Des études à plus long terme pourraient mieux appréhender l'intégration des pelotes fécales au sol et les transferts associés.

5 Conclusion générale

Ce travail s'est donc intéressé à la communauté coprophile colonisatrice des bouses dans les espaces pâturés en se focalisant sur le triptyque perturbation-structure-fonctionnement. Les premières expérimentations décrites concernaient les effets d'une perturbation (ivermectine) sur la structure de la communauté coprophile. Dans un deuxième temps, nous nous sommes focalisés sur les impacts de cette perturbation sur le fonctionnement du système. Enfin, nous avons cherché à faire le lien entre différentes espèces de bousiers et les échanges de matière entre la bouse et le sol.

Ces différentes approches nous ont permis de soulever les points suivants :

1. Les traitements vétérinaires tels que l'ivermectine affectent la structure de la communauté coprophile en champ avec des impacts très forts sur certains taxons comme les Sepsidae parmi les diptères.
2. La méthode utilisée en champ nécessiterait certaines améliorations afin de pallier la faible diversité capturée, notamment de bousiers, dans les bouses. En outre, bien que l'ivermectine présente un profil similaire dans les bouses dites « spiked », leurs effets sur la structure de la communauté sont plus difficiles à interpréter en raison d'un protocole plus lourd (évaporation du solvant).
3. Les effets de l'ivermectine sur la structure de la communauté coprophile sont du même ordre dans quatre pays différents (France, Pays-Bas, Suisse, Canada). Ces résultats permettent d'avancer sur les protocoles à envisager pour proposer de nouveaux tests dans les évaluations de mise sur le marché, que ce soit en champ ou dans le choix de nouveaux taxons à utiliser dans les tests standards.
4. L'ivermectine n'a pas montré d'effet significatif sur la disparition des bouses malgré leur effet sur la structure. Il convient donc de rester prudent sur l'interprétation de ce type d'expérimentation car les effets à plus long terme sont difficiles à évaluer.

-
5. Tandis que la première semaine de colonisation des bouses par les insectes coprophages est essentielle pour leur rapide disparition, la deuxième semaine de colonisation, essentiellement par des organismes prédateurs, tend à ralentir la vitesse de disparition, avec un effet « brown world ».
 6. Les résultats obtenus lors de l'étude sur la structure et le fonctionnement des assemblages d'espèces ont révélé la grande disparité de colonisation des bouses par les insectes coprophages. La colonisation par la « vague coprophage » se traduit par une plus grande variabilité dans la dégradation des bouses qu'en cas de l'exclusion de ces organismes.
 7. L'augmentation des effectifs de bousiers dans les mésocosmes intraspécifiques est positivement corrélée à la disparition des bouses et à la dégradation de la litière dans le sol. Les espèces présentent toutefois de grandes disparités de fonctionnement avec un effet important de la masse des insectes.
 8. La diversité en bousiers dans les assemblages artificiels ne s'est pas traduite par une disparition plus importante des bouses et ni par plus d'échanges en nutriments entre la bouse et le sol. Certaines espèces telles qu'*Onthophagus vacca* contribuent plus largement que les autres aux transferts de nutriments en enfouissant des plus grandes quantités de pelotes fécales. Leur action accélère la disparition des bouses en surface et diminue leurs teneurs en azote et carbone.
 9. Les bousiers participent aux fonctions écologiques de recyclage des déjections et accélèrent la restitution des nutriments aux pâturages. Toutefois, leur effet a été difficile à mettre en évidence car les pelotes fécales, qui sont des amas de matière riche en nutriments, nécessitent du temps pour se désagréger et modifier la teneur en nutriments du sol adjacent.
 10. La teneur en matière minérale des bouses par rapport à leur masse sèche représente un indicateur intéressant pour rendre compte de l'activité fouisseuse des bousiers. En creusant leurs nids pédotrophiques, ils excavent le sol et une

partie de la terre se retrouve alors intimement mélangée à la bouse, ce qui augmente leur teneur en matière minérale.

Cette thèse s'est voulue expérimentale et empirique, en s'appuyant sur des expériences de terrain avec un grand nombre de modalités mais un nombre plus réduit de réplicats. Cette approche exploratoire aura posé plus de questions qu'elle n'en aura résolues puisque les résultats ont mis en évidence la grande variabilité du système d'étude. Les communautés coprophiles peuvent différer grandement d'une bouse à une autre sans différence évidente entre elles. La sélection de leurs micro-habitats par les insectes coprophages dépend des conditions abiotiques et biotiques des bouses ; or ces conditions restent difficiles à appréhender. Les conditions abiotiques peuvent notamment concerner des paramètres pédologiques tels que l'humidité, le pH et la granulométrie. L'étude de ces conditions ouvre de vastes pistes de recherche puisque les comprendre permettrait de mieux distinguer le rôle des différentes espèces au sein des communautés coprophiles. Le suivi des fonctions écologiques et leur conversion en services écosystémiques nécessitent une compréhension fine du système qui passe probablement par des recherches en laboratoire ou en écotron afin de contrôler et d'isoler chacun des facteurs.

Références

- Aarons, S.R., O'Connor, C.R. & Gourley, C.J.P., 2004.** Dung decomposition in temperate dairy pastures - I. Changes in soil chemical properties. *Australian Journal of Soil Research* 42: 107-114.
- Aarons, S.R., O'Connor, C.R., Hosseini, H.M. & Gourley, C.J.P., 2009.** Dung pads increase pasture production, soil nutrients and microbial biomass carbon in grazed dairy systems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 84: 81-92.
- Allison, S.D., 2006.** Brown ground: a soil carbon analogue for the green world hypothesis? *The American Naturalist* 167: 619-627.
- Alvinerie, M., Sutra, J.F., Galtier, P., Lifschitz, A., Virkel, G., Sallovitz, J. & Lanusse, C., 1999.** Persistence of ivermectin in plasma and faeces following administration of a sustained-release bolus to cattle. *Research in Veterinary Science* 66: 57-61.
- Amano, K., 1983.** Studies on the intraspecific competition in dung-breeding flies. I. Effects of larval density on yellow dung fly, *Scatophaga stercoraria* L.(Diptera: Scatophagidae). *Japanese Journal of Sanitary Zoology* 34: 165-175.
- Anderson, J. & Coe, M., 1974.** Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. *Oecologia* 14: 111-125.
- Anderson, J.R., Merritt, R.W. & Loomis, E.C., 1984.** The insect-free cattle dropping and its relationship to increased dung fouling of rangeland pastures. *Journal of Economic Entomology* 77: 133-141.
- Andresen, E., 2003.** Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- Andresen, E. & Laurance, S.G.W., 2007.** Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146.
- Andresen, E. & Levey, D.J., 2004.** Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139: 45-54.
- Andrew, N. & Halley, B., 1996.** Stability of ivermectin in rumen fluids. *Journal of veterinary pharmacology and therapeutics* 19: 295-299.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C., 1954. Andrewartha, H.G. & Birch, L.C., 1954.** The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press.
- Armsworth, P.R., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Kremen, C., Ricketts, T.H. & Sanjayan, M.A., 2007.** Ecosystem-service science and the way forward for conservation. *Conservation Biology* 21: 1383-1384.
- Ashe, J.S., 1990.** Natural history, development and immatures of *Pleurotobia tristigmata* (Erichson)(Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae). *The Coleopterists' Bulletin* 44: 445-460.
- Atkinson, W. & Shorrocks, B., 1984.** Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *American Naturalist* 124: 336-351.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B., 2006.** Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.
- Bang, H., Lee, J., Kwon, O., Na, Y., Jang, Y. & Kim, W., 2005.** Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology* 29: 165-171.
- Baraud, J., 1992.** Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. Faune de France 78, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Paris, & Société linéenne de Lyon, Lyon. 870 pages.
- Bardgett, R.D., Keiller, S., Cook, R. & Gilburn, A.S., 1998.** Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland soils amended with sheep dung: A microcosm experiment. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 531-539.
- Beaune, D., Bollache, L., Bretagnolle, F. & Fruth, B., 2012.** Dung beetles are critical in preventing post-dispersal seed removal by rodents in Congo rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 28: 507-510.

-
- Beaver, R.,** 1977. Non-equilibrium island communities: Diptera breeding in dead snails. *The Journal of Animal Ecology* 46: 783-798.
- Berendsen, B.J., Mulder, P.P. & van Rhijn, H.,** 2007. The derivatisation of avermectins and milbemycins in milk: new insights and improvement of the procedure. *Analytica chimica acta* 585: 126-133.
- Bertone, M.A.,** 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) of North Carolina cattle pastures and their implications for pasture improvement.
- Beynon, S.A., Mann, D.J., Slade, E.M. & Lewis, O.T.,** 2012. Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 49: 1365-1372.
- Bishop, A.L., McKenzie, H.J., Spohr, L.J. & Barchia, I.M.,** 2005. Interactions between dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) and the arbovirus vector *Culicoides brevitarsis* Kieffer (Diptera : Ceratopogonidae). *Australian Journal of Entomology* 44: 89-96.
- Blanchart, E., Albrecht, A., Brown, G., Decaens, T., Duboisset, A., Lavelle, P., Mariani, L. & Roose, E.,** 2004. Effects of tropical endogeic earthworms on soil erosion. *Agriculture, ecosystems & environment* 104: 303-315.
- Blanckenhorn, W.U.,** 1997. Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia* 109: 342-352.
- Blanckenhorn, W.U., Morf, C. & Reuter, M.,** 2000. Are dung flies ideal-free distributed at their oviposition and mating site? *Behaviour* 137: 233-248.
- Blanckenhorn, W.U., Puniamoorthy, N., Schafer, M.A., Scheffczyk, A. & Roembke, J.,** 2013a. Standardized laboratory tests with 21 species of temperate and tropical sepsid flies confirm their suitability as bioassays of pharmaceutical residues (ivermectin) in cattle dung. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 89: 21-28.
- Blanckenhorn, W.U., Puniamoorthy, N., Scheffczyk, A. & Roembke, J.,** 2013b. Evaluation of ecotoxicological effects of the parasiticide moxidectin in comparison to ivermectin in 11 species of dung flies. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 89: 15-20.
- Bloor, J.M.G. & Bardgett, R.D.,** 2012. Stability of above-ground and below-ground processes to extreme drought in model grassland ecosystems: Interactions with plant species diversity and soil nitrogen availability. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 14: 193-204.
- Bloor, J.M.G., Jay-Robert, P., Le Morvan, A. & Fleurance, G.,** 2012. Déjections des herbivores domestiques au pâturage: caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies. *Productions Animales* 25: 45-56.
- Blume, R., Matter, J. & Eschle, J.,** 1973. *Onthophagus gazella*: effect on survival of horn flies in the laboratory. *Environmental entomology* 2: 811-814.
- Bol, R., Amelung, W., Friedrich, C. & Ostle, N.,** 2000. Tracing dung-derived carbon in temperate grassland using $\delta^{13}\text{C}$ natural abundance measurements. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1337-1343.
- Bornemissza, G.,** 1960. Could dung eating insects improve our pastures? *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 26: 54-56.
- Bornemissza, G.,** 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *Australian Journal of Entomology* 9: 31-41.
- Bornemissza, G.,** 1976. Australian dung beetle project, 1965-1975. AMRC Rev Aust Meat Res Comm.
- Bornemissza, G. & Williams, C.,** 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia* 10: 1-7.
- Boxall, A.B.A., Fogg, L.A., Blackwell, P.A., Kay, P. & Pemberton, E.J.,** 2002. Review of veterinary medicines in the environment. Environment Agency.
- Boxall, A.B.A., Fogg, L.A., Blackwell, P.A., Kay, P., Pemberton, E.J. & Croxford, A.,** 2004. Veterinary medicines in the environment. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, Vol 180: 1-91.

-
- Braga, R.F., Korasaki, V., Andresen, E. & Louzada, J.,** 2013. Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PloS one* 8: e57786.
- Breymeyer, A., Jakubczyk, H. & Olechowicz, E.,** 1975. Influence of coprophagous arthropods on microorganisms in sheep feces--laboratory investigations. *Bulletin de l'Académie polonaise des sciences. Série des sciences biologiques* 23: 257-262.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S. & Bradshaw, C.J.A.,** 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 453-460.
- Brookes, P.C., Landman, A., Pruden, G. & Jenkinson, D.S.,** 1985. Chloroform fumigation and the release of soil-nitrogen - a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17: 837-842.
- Brown, J., Scholtz, C.H., Janeau, J.-L., Grellier, S. & Podwojewski, P.,** 2010. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Applied Soil Ecology* 46: 9-16.
- Brunke, A., Newton, A., Klimaszewski, J., Majka, C. & Marshall, S.,** 2011. Staphylinidae of eastern Canada and adjacent United States. Key to subfamilies: Staphylininae: tribes and subtribes, and species of Staphylinina. *Canadian Journal of Arthropod Identification* 12: 1-110.
- Bruno, J.F. & Cardinale, B.J.,** 2008. Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 539-546.
- Bruno, J.F., Lee, S.C., Kertesz, J.S., Carpenter, R.C., Long, Z.T. & Duffy, J.E.,** 2006. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos* 115: 170-178.
- Brussaard, L. & Slager, S.,** 1986. The influence of soil bulk density and soil moisture on the habitat selection of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* in the Netherlands. *Biology and fertility of soils* 2: 51-58.
- Brühl, C.A., Neumann, P., Aldershof, S., Bohan, D., Brown, K., Candolfi, M., Geiger, F., Kovalkovicová, N., Kula, C. & Nienstedt, K.,** 2012. Recovery. Pp 39-41. Linking non-target arthropod testing and risk assessment with protection goals. *Society of Environmental Toxicology and Chemistry*.
- Byford, R.L., Craig, M.E. & Crosby, B.L.,** 1992. A review of ectoparasites and their effect on cattle production. *Journal of Animal Science* 70: 597-602.
- Campbell, W.C.,** 1989. Ivermectin and abamectin. Springer-Verlag New York.
- Canga, A., Prieto, A., Liebana, M., Martinez, N., Vega, M. & Vieitez, J.,** 2009. The pharmacokinetics and metabolism of ivermectin in domestic animal species. *Veterinary Journal* 179: 25-37.
- Cardinale, B.J., Palmer, M.A. & Collins, S.L.,** 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C.,** 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989-992.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M. & Weis, J.J.,** 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 18123-18128.
- Celestina, T., Kolar, L., Gobec, I., Kuzner, J., Flajs, V., Pogacnik, M. & Erzen, N.,** 2010. Factors influencing dissipation of avermectins in sheep faeces. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73: 18-23.
- Chambers, J.C. & MacMahon, J.A.,** 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chapin, F.S., Walker, B.H., Hobbs, R.J., Hooper, D.U., Lawton, J.H., Sala, O.E. & Tilman, D.,** 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500-504.

-
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. & Diaz, S., 2000.** Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chesson, P.L., 1986.** Environmental variation and the coexistence of species. *Community ecology*. Harper and Row, New York, NY Chapter 14: 240-256.
- Collison, E., Riutta, T. & Slade, E., 2013.** Macrofauna assemblage composition and soil moisture interact to affect soil ecosystem functions. *Acta Oecologica* 47: 30-36.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O., 1977.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cook, D.F., 1991.** Ovarian development in females of the Australian sheep blowfly *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae) fed on sheep feces and the effect of ivermectin residues. *Bulletin of Entomological Research* 81: 249-256.
- Costanza, R., d'Arge, R., deGroot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., Oneill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P. & vandenBelt, M., 1997.** The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Crane, M., Boxall, A.B. & Barrett, K., 2008.** Veterinary medicines in the environment. CRC Press.
- Cruz, M., Martinez, I., Lopez-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., Gonzalez-Hernandez, H. & Platas-Rosado, D.E., 2012.** Degradation of cattle dung by dung beetles in tropical grassland in Veracruz, Mexico. *Revista Colombiana De Entomologia* 38: 148-155.
- Dai, X., 2000.** Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 11: 715-724.
- Dangles, O. & Malmqvist, B., 2004.** Species richness-decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters* 7: 395-402.
- Davis, A.J., Holloway, J.D., Huijbregts, H., Krikken, J., Kirk-Spriggs, A.H. & Sutton, S.L., 2001.** Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593-616.
- De Groot, R.S., Wilson, M.A. & Boumans, R.M.J., 2002.** A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393-408.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.-M. & Moore, J.C., 1995.** Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260.
- Dellacasa, M., 1988.** Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). *Società entomologica italiana*.
- Dellacasa, M., 1995.** Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). *Addenda et corrigenda (Third note)*. *Memorie società entomologica italiana* 74: 159-232.
- Desière, M., 1974.** Ecologie des coléoptères coprophiles en prairie pâturée et en forêt. P 235. Thèse Etat, Université de Liège.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W., 1988.** Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* 2: 131-139.
- Didham, R.K., Ghazoul, J., Stork, N.E. & Davis, A.J., 1996.** Insects in fragmented forests: A functional approach. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 255-260.
- Dimander, S., Hoglund, J. & Waller, P., 2003.** Disintegration of dung pats from cattle treated with the ivermectin anthelmintic bolus, or the biocontrol agent *Duddingtonia flagrans*. *Acta Veterinaria Scandinavica* 44: 171-180.
- DIN32645, 2008.** Chemical Analysis-Decision limit, detection limit, and determination limit under repeatability conditions-Terms, Methods, Evaluation. Issue 2008-11. German Institute for Standardization, Berlin.
- Dormont, L., Rapior, S., McKey, D.B. & Lumaret, J.P., 2007.** Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology* 17: 23-30.
- Doube, B.M., 1986.** Biological control of the buffalo fly in Australia: the potential of the southern African dung fauna. In: Patterson, R.S. & Rutz, D.A. (edit.), *Biological Control of Muscoid Flies*, Publications of the Entomological Society of America, 61: 16-34.

-
- Doube, B.M.**, 1987. Spatial and temporal organization in communities associated with dung pads and carcasses. Organization of communities: past and present. Blackwell, Oxford Chapter 12: 255-280.
- Doube, B.M., Giller, P.S. & Moola, F.**, 1988. Dung burial strategies in some south-african coprine and onitine dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae). Ecological Entomology 13: 251-261.
- Doube, B.M., Macqueen, A., Ridsdill-Smith, T. & Weir, T.**, 1991. Native and introduced dung beetles in Australia. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (edit.), Dung beetle ecology, Princeton University Press, Princeton, N.J. : 255-278.
- Downing, A.S., van Nes, E.H., Mooij, W.M. & Scheffer, M.**, 2012. The Resilience and Resistance of an Ecosystem to a Collapse of Diversity. PloS one 7: e46135.
- Dyer, L.A. & Letourneau, D.**, 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. Ecology Letters 6: 60-68.
- D'hondt, B., Bossuyt, B., Hoffmann, M. & Bonte, D.**, 2008. Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland. Basic and Applied Ecology 9: 542-549.
- Echegaray Wilson, E.R.**, 2012. Life cycle of the rove beetle, *Atheta coriaria* (Kraatz)(Coleoptera: Staphylinidae) and suitability as a biological control agent against the fungus gnat, *Bradysia* sp. nr. *Coprophila* (Lintner). P 203. Thèse doctorat, Kansas State University, Manhattan, Kansas.
- Edwards, C.A.**, 2004. Earthworm ecology. CRC Press.
- Edwards, C.A., Atiyeh, R.M. & Roembke, J.**, 2001. Environmental impact of avermectins. Reviews of Environmental Contamination and Toxicology 171: 111-138.
- Edwards, P.B.**, 1986. Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis Caffer* Boheman (Coleoptera, Scarabaeidae) in Southern-Africa. Bulletin of Entomological Research 76: 433-446.
- Edwards, P.B. & Aschenborn, H.H.**, 1987. Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles- Implications for pasture productivity and fly control. Journal of Applied Ecology 24: 837-851.
- Eklof, A. & Ebenman, B.**, 2006. Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities. Journal of Animal Ecology 75: 239-246.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B. & Norberg, J.**, 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. Frontiers in Ecology and the Environment 1: 488-494.
- Errouissi, F.**, 2003. Effets des anthelminthiques sur les insectes coprophages. Conséquences environnementales. P 376. Thèse doctorat Biologie des Populations et Ecologie, Université Montpellier III-Paul Valéry, Montpellier.
- Errouissi, F., Alvinerie, M., Galtier, P., Kerboeuf, D. & Lumaret, J.**, 2001. The negative effects of the residues of ivermectin in cattle dung using a sustained-release bolus on *Aphodius constans* (Duft.) (Coleoptera : Aphodiidae). Veterinary Research 32: 421-427.
- Errouissi, F., Haloti, S., Jay-Robert, P., Janati-Idrissi, A. & Lumaret, J.P.**, 2004. Effects of the attractiveness for dung beetles of dung pat origin and size along a climatic gradient. Environmental Entomology 33: 45-53.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R.**, 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology 7: 459-474.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R.**, 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. Biodiversity and Conservation 11: 1903-1918.
- Fay, H. & Doube, B.**, 1983. The effect of some coprophagous and predatory beetles on the survival of immature stages of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxii* potans, in bovine dung. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 95: 460-466.
- Feehan, J., Hughes, R.D., Bryce, M.A. & Runko, S.**, 1985. Bush fly abundance and population events in relation to dung beetle catches on the south coast of New South Wales. Journal of the Australian Entomological Society 24: 37-43.
- Fernandez, C., Andres, M.S., Porcel, M.A., Rodriguez, C., Alonso, A. & Tarazona, J.V.**, 2009. Pharmacokinetic Profile of Ivermectin in Cattle Dung Excretion, and its Associated Environmental Hazard. Soil & Sediment Contamination 18: 564-575.

-
- Ferrar, P.**, 1975. Disintegration of dung pads in north Queensland before the introduction of exotic dung beetles. *Animal Production Science* 15: 325-329.
- Figg, D.E., Hall, R.D. & Thomas, G.D.**, 1983. Insect parasites associated with Diptera developing in bovine dung pats on central Missouri pastures. *Environmental Entomology* 12: 961-966.
- Fincher, G.T.**, 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Georgia Entomological Society* 16: 316-333.
- Fincher, G.T.**, 1992. Injectable ivermectin for cattle: effects on some dung inhabiting insects. *Environmental Entomology* 21: 871-876.
- Finke, D.L. & Snyder, W.E.**, 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science* 321: 1488-1490.
- Finn, J.A. & Gittings, T.**, 2003. A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology* 28: 1-13.
- Floate, K.D., Colwell, D.D. & Fox, A.S.**, 2002. Reductions of non-pest insects in dung of cattle treated with endectocides: a comparison of four products. *Bulletin of Entomological Research* 92: 471-481.
- Floate, K.D. & Fox, A.S.**, 1999. Indirect effects of ivermectin residues across trophic levels: *Musca domestica* (Diptera : Muscidae) and *Muscidifurax zaraptor* (Hymenoptera : Pteromalidae). *Bulletin of Entomological Research* 89: 225-229.
- Floate, K.D. & Kadiri, N.**, 2013. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with cattle dung on native grasslands of southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist* 145: 647-654.
- Forster, B., Boxall, A., Coors, A., Jensen, J., Liebig, M., Pope, L., Moser, T. & Rombke, J.**, 2011. Fate and effects of ivermectin on soil invertebrates in terrestrial model ecosystems. *Ecotoxicology* 20: 234-245.
- Francke, W. & Dettner, K.**, 2005. Chemical signalling in beetles. *Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals II. Topics in Current Chemistry* 240: 85-166.
- Fridley, J.D.**, 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93: 514-526.
- Galbiati, C., Bensi, C., Conceição, C., Florcovski, J. & Calafiori, M.**, 1995. Estudo comparativo entre besouros do esterco *Dichotomius anaglypticus* (Mann., 1829) e *Onthophagus gazella* (F.), sobre as pastagens, em condições brasileiras. *Ecosystema* 20.
- Gardner, T.A., Barlow, J., Araujo, I.S., Ávila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J. & Hernandez, M.I.**, 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters* 11: 139-150.
- Gerrish, J., Peterson, P. & Brown, J.**, 1995. Grazing management affects soil phosphorus and potassium levels. *Proceedings of the American Forage and Grassland Council* 4: 175-179.
- Gillard, P.**, 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 33: 30-34.
- Giller, P.S. & Doube, B.M.**, 1989. Experimental analysis of interspecific and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology* 58: 129-142.
- Giller, P.S. & Doube, B.M.**, 1994. Spatial and temporal cooccurrence of competitors in southern African dung beetles communities. *Journal of Animal Ecology* 63: 629-643.
- Gittings, T. & Giller, P.S.**, 1998. Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography* 21: 581-592.
- Gonzalez-Canga, A.**, 2012. Editorial [Hot Topic: Macrocyclic Lactones in Antiparasitic Therapy (Guest Editor: Aranzazu Gonzalez-Canga)]. *Current Pharmaceutical Biotechnology* 13: 851-852.
- Goodrich, M.A. & Hanley, R.S.**, 1995. Biology, development and larval characters of *Oxyporus major* (Coleoptera, Staphylinidae). *Entomological News* 106: 161-168.
- Groffman, P.M., Bohlen, P.J., Fisk, M.C. & Fahey, T.J.**, 2004. Exotic earthworm invasion and microbial biomass in temperate forest soils. *Ecosystems* 7: 45-54.
- Guglielmone, A.A., Gimeno, E., Idiart, J., Fisher, W.P., Volpogni, M.M., Quaino, O., Anziani, O.S., Flores, S.G. & Warnke, O.**, 1999. Skin lesions and cattle hide damage from *Haematobia irritans* infestations. *Medical and Veterinary Entomology* 13: 324-329.

-
- Hafez, M.,** 1939. Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bulletin de la Société Fouad ler d'Entomologie* 23: 241-283.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B.,** 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Halffter, G. & Edmonds, W.D.,** 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecologia, Mexico, D.F.
- Halffter, G. & Matthews, E.G.,** 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* 12-14: 1-312.
- Halley, B.A., Jacob, T.A. & Lu, A.Y.,** 1989b. The environmental impact of the use of ivermectin: environmental effects and fate. *Chemosphere* 18: 1543-1563.
- Halley, B.A., Nessel, R. & Lu, A.,** 1989a. Environmental aspects of ivermectin usage in livestock: general considerations. In: Campbell, W.C. (edit.), *Ivermectin and abamectin*, Springer-Verlag: 162-172.
- Hammer, O.,** 1942. Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk Medd naturhist Foren København* 105: 141-393.
- Hanley, R.S. & Goodrich, M.A.,** 1994. Natural-history, development and immature stages of *Oxyporus stygicus* say (Coleoptera, Staphylinidae, Oxyporinae). *Coleopterists Bulletin* 48: 213-225.
- Hanski, I.,** 1987a. Colonization of ephemeral habitats. P 155. Colonization, succession, and stability: the 26th Symposium of the British Ecological Society held jointly with the Linnean Society of London Blackwell Science Inc.
- Hanski, I.,** 1987b. Nutritional ecology of dung-and carrion-feeding insects. In: Slansky, F. & Rodriguez, J.G. (edit.), *Nutritional ecology of insects, mites, stidery and related invertebrates: an overview*, Wiley, N.Y. : 837-884.
- Hanski, I.,** 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *EMBO reports* 6: 388-392.
- Hanski, I. & Cambefort, Y.,** 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Hatch, D., Lovell, R., Antil, R., Jarvis, S. & Owen, P.,** 2000. Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biology and Fertility of soils* 30: 288-293.
- Haufe, W.O.,** 1987. Host-parasite interaction of blood-feeding dipterans in health and productivity of mammals. *International Journal for Parasitology* 17: 607-614.
- Haynes, R. & Williams, P.,** 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy* 49: 119-199.
- Heard, S.B. & Remer, L.C.,** 1997. Clutch-size behavior and coexistence in ephemeralpatch competition models. *The American Naturalist* 150: 744-770.
- Hector, A., Joshi, J., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Spehn, E.M., Wacker, L., Weilenmann, M., Bazeley-White, E., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M.C., Dimitrakopoulos, P.G., Finn, J.A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Leadley, P.W., Loreau, M., Mulder, C.P.H., Nesshoever, C., Palmborg, C., Read, D.J., Siamantziouras, A.S.D., Terry, A.C. & Troumbis, A.Y.,** 2007. Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology* 21: 998-1002.
- Hempel, H., Scheffczyk, A., Schallnass, H.J., Lumaret, J.P., Alvinerie, M. & Roembke, J.,** 2006. Toxicity of four veterinary parasiticides on larvae of the dung beetle *Aphodius constans* in the laboratory. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25: 3155-3163.
- Herd, R.,** 1995. Endectocidal drugs: ecological risks and counter-measures. *International Journal For Parasitology* 25: 875-885.
- Hillebrand, H., Bennett, D.M. & Cadotte, M.W.,** 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89: 1510-1520.
- Hinton, H.,** 1944. Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus aren arius* (Fourcroy). Pp 115-128. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology* Wiley Online Library.

-
- Hirschberger, P.**, 1998. Spatial distribution, resource utilisation and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia* 116: 136-142.
- Hirschberger, P.**, 1999. Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater*. *Ecological Entomology* 24: 316-322.
- Hirschberger, P. & Degro, H.N.**, 1996. Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology* 21: 352-357.
- Holter, P.**, 1977. Experiment on dung removal by *Aphodius* larvae (Scarabaeidae) and earthworms. *Oikos* 28: 130-136.
- Holter, P.**, 1979. Effect of dung beetles (*Aphodius* Spp) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos* 32: 393-402.
- Holter, P.**, 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp). *Oikos* 39: 213-227.
- Holter, P., Scholtz, C. & Wardhaugh, K.**, 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology* 27: 169-176.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A.**, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
- Horgan, F. & Fuentes, R.**, 2005. Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology* 30: 182-193.
- Hu, G. & Frank, J.**, 1995. New distributional records for *Platystethus* (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) with notes on the biology of *P. americanus*. *Florida Entomologist* 78: 137-144.
- Hughes, R.D.**, 1975. Introduced dung beetles and Australian pasture ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 12: 819-819.
- Hughes, R.D., Tyndalebiscoe, M. & Walker, J.**, 1978. Effects of introduced dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae) on breeding and abundance of Australian bushfly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera Muscidae). *Bulletin of Entomological Research* 68: 361-372.
- Hutton, S.A. & Giller, P.S.**, 2004. Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecological Entomology* 29: 594-605.
- Iglesias, L.E., Fuse, L.A., Lifschitz, A.L., Rodriguez, E.M., Sagues, M.F. & Saumell, C.A.**, 2011. Environmental monitoring of ivermectin excreted in spring climatic conditions by treated cattle on dung fauna and degradation of faeces on pasture. *Parasitology Research* 108: 1185-1191.
- Iglesias, L.E., Saumell, C.A., Fernandez, A.S., Fuse, L.A., Lifschitz, A.L., Rodriguez, E.M., Steffan, P.E. & Fiel, C.A.**, 2006. Environmental impact of ivermectin excreted by cattle treated in autumn on dung fauna and degradation of faeces on pasture. *Parasitology Research* 100: 93-102.
- Jacobs, D., Pilkington, J., Fisher, M. & Fox, M.**, 1988. Ivermectin therapy and degradation of cattle faeces. *Veterinary Record* 123: 400-400.
- Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, E., Luis, M.V. & Lumaret, J.P.**, 2008. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Biological Conservation* 141: 2879-2887.
- Jensen, J. & Scott-Fordsmand, J.J.**, 2012. Ecotoxicity of the veterinary pharmaceutical ivermectin tested in a soil multi-species (SMS) system. *Environmental Pollution* 171: 133-139.
- Jochmann, R., Blanckenhorn, W.U., Bussiere, L., Eirkson, C.E., Jensen, J., Kryger, U., Lahr, J., Lumaret, J.P., Roembke, J., Wardhaugh, K.G. & Floate, K.D.**, 2011. How to test nontarget effects of veterinary pharmaceutical residues in livestock dung in the field. *Integrated Environmental Assessment and Management* 7: 287-296.
- Johnson, K.H., Vogt, K.A., Clark, H.J., Schmitz, O.J. & Vogt, D.J.**, 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 372-377.
- Jones, C.G., Lawton, J.H. & Shachak, M.**, 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

-
- Jørgensen, F.V. & Jensen, E.S.,** 1997. Short-term effects of a dung pat on N₂ fixation and total N uptake in a perennial ryegrass/white clover mixture. *Plant and soil* 196: 133-141.
- Kadiri, N., Lobo, J.M. & Lumaret, J.P.,** 1997. Consequences of the interaction of habitat preferences and trophic resource availability for coprophagous insect communities (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 18: 107-119.
- Kadiri, N., Lumaret, J.-P. & Floate, K.,** 2014. Functional diversity and seasonal activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) on native grasslands in southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist* 146: 1-15.
- Kirk, A., Lumaret, J., Groves, R. & di Castri, F.,** 1991. The importation of Mediterranean-adapted dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from the northern hemisphere to other parts of the world. *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, UK: 413-424.
- Kirwan, L., Connolly, J., Finn, J., Brophy, C., Luscher, A., Nyfeler, D. & Sebastia, M.,** 2009. Diversity-interaction modeling: estimating contributions of species identities and interactions to ecosystem function. *Ecology* 90: 2032-2038.
- Kirwan, L., Luescher, A., Sebastia, M.T., Finn, J.A., Collins, R.P., Porqueddu, C., Helgadottir, A., Baadshaug, O.H., Brophy, C., Coran, C., Dalmannsdottir, S., Delgado, I., Elgersma, A., Fothergill, M., Frankow-Lindberg, B.E., Golinski, P., Grieu, P., Gustavsson, A.M., Hoglind, M., Huguenin-Elie, O., Iliadis, C., Jorgensen, M., Kadziulienė, Z., Karyotis, T., Lunnan, T., Malengier, M., Maltoni, S., Meyer, V., Nyfeler, D., Nykanen-Kurki, P., Parente, J., Smit, H.J., Thumm, U. & Connolly, J.,** 2007. Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95: 530-539.
- Klein, B.C.,** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C. & Smith, V.S.,** 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* 305: 1632-1634.
- Kornis, G.I.,** 1995. Avermectins and milbemycins. Marcel Dekker: New York, NY, USA.
- Koskela, H. & Hanski, I.,** 1977. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Annales Zoologici Fennici* 14: 204-223.
- Krantz, G.W.,** 1998. Reflections on the biology, morphology and ecology of the Macrochelidae. *Experimental & Applied Acarology* 22: 125-137.
- Kremen, C.,** 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8: 468-479.
- Krogh, K., Jensen, G., Schneider, M., Fenner, K. & Halling-Sorensen, B.,** 2009. Analysis of the dissipation kinetics of ivermectin at different temperatures and in four different soils. *Chemosphere* 75: 1097-1104.
- Kruger, K. & Scholtz, C.,** 1995. The effect of ivermectin on the development and reproduction of the dung-breeding fly *Musca nevillei* Kleynhans (Diptera, Muscidae). *Agriculture Ecosystems & Environment* 53: 13-18.
- Kruger, K. & Scholtz, C.,** 1997. Lethal and sublethal effects of ivermectin on the dung-breeding beetles *Euoniticellus intermedius* (Reiche) and *Onitis alexis* Klug (Coleoptera, Scarabaeidae). *Agriculture Ecosystems & Environment* 61: 123-131.
- Krüger, K. & Scholtz, C.H.,** 1998a. Changes in the structure of dung insect communities after ivermectin usage in a grassland ecosystem. I. Impact of ivermectin under drought conditions. *Acta Oecologica* 19: 425-438.
- Krüger, K. & Scholtz, C.H.,** 1998b. Changes in the structure of dung insect communities after ivermectin usage in a grassland ecosystem. II. Impact of ivermectin under high-rainfall conditions. *Acta Oecologica* 19: 439-451.
- Kryger, U., Deschodt, C. & Scholtz, C.,** 2005. Effects of fluazuron and ivermectin treatment of cattle on the structure of dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105: 649-656.
- Kumar, P.,** 2010. *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: ecological and economic foundations*. Earthscan, London.

- Lançon, J.**, 1978. Les restitutions du bétail au pâturage et leurs effets (1. partie)[composition du fumier des bovins]. *Fourrages* 75: 55-88.
- Larsen, T., Williams, N. & Kremen, C.**, 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
- Lastro, E.**, 2006. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina pasture ecosystem. P 134. Thèse master, North Carolina State University.
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson, P., Heal, O.W. & Dhillon, S.**, 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159-193.
- Lee, C.M. & Wall, R.**, 2006. Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. *Bulletin of Entomological Research* 96: 315-322.
- Legner, E. & Grant, C.**, 1978. Natural enemies imported in California for the biological control of face fly, *Musca autumnalis* De Geer, and horn fly, *Haematobia irritans* (L.). Pp 77-79. Proceedings and papers of the Forty-sixth Annual Conference of the California Mosquito and Vector Control Association, Inc., January 29-February 1, 1978, held at the Ahwahnee Hotel, Yosemite, California. CMVCA Press.
- Liebig, M., Fernandez, A.A., Blubaum-Gronau, E., Boxall, A., Brinke, M., Carbonell, G., Egeler, P., Fenner, K., Fernandez, C., Fink, G., Garric, J., Halling-Sorensen, B., Knacker, T., Krogh, K.A., Kuster, A., Löffler, D., Cots, M.A.P., Pope, L., Prasse, C., Rombke, J., Ronnefahrt, I., Schneider, M.K., Schweitzer, N., Tarazona, J.V., Ternes, T.A., Traunsperger, W., Wehrhan, A. & Duis, K.**, 2010. Environmental risk assessment of ivermectin: A case study. *Integrated Environmental Assessment and Management* 6 Suppl: 567-587.
- Lindquist, A.W.**, 1933. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 6: 109-125.
- Litskas, V., Batzias, G., Karamanlis, X. & Kamarianos, A.**, 2010. Analytical procedure for the determination of eprinomectin in soil and cattle faeces. *Journal of Chromatography B* 878: 1537-1542.
- Lobo, J., Martín-Piera, F. & Veiga, C.**, 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 25: 77-100.
- Lobo, J.M. & Montes de Oca, E.**, 1997. Spatial microdistribution of two introduced dung beetle species. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 71: 17-32.
- Lobo, J.M. & Veiga, C.**, 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología* 4: 313-332.
- Lof, M.E., Etienne, R.S., Powell, J., de Gee, M. & Hemerik, L.**, 2008. The effect of chemical information on the spatial distribution of fruit flies: I model results. *Bulletin of Mathematical Biology* 70: 1827-1849.
- Loreau, M.**, 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Loreau, M.**, 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, U.K.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A.**, 2001. Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-808.
- Losey, J. & Vaughan, M.**, 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56: 311-323.
- Lumaret, J.P.**, 1975. Study of egg-laying conditions and of larval development of *Aphodius (Agrilinus) constans* Duft (Coleoptera-Scarabaeidae) in field and in laboratory. *Vie Et Milieu Serie C-Biologie Terrestre* 25: 267-281.
- Lumaret, J.P.**, 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 481-495.

-
- Lumaret, J.P.**, 1986. Deleterious effects of some helminthocides on coprophagous insects and consequences on the disintegration of dung pads. *Acta Oecologica-Oecologia Applicata* 7: 313-324.
- Lumaret, J.P., Alvinerie, M., Hempel, H., Schallinass, H.J., Claret, D. & Roembke, J.**, 2007. New screening test to predict the potential impact of ivermectin-contaminated cattle dung on dung beetles. *Veterinary Research* 38: 15-24.
- Lumaret, J.P., Errouissi, F., Floate, K., Roembke, J. & Wardhaugh, K.**, 2012. A review on the toxicity and non-target effects of macrocyclic lactones in terrestrial and aquatic environments. *Current Pharmaceutical Biotechnology* 13: 1004-1060.
- Lumaret, J.P., Galante, E., Lumbreras, C., Mena, J., Bertrand, M., Bernal, J.L., Cooper, J.F., Kadiri, N. & Crowe, D.**, 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 30: 428-436.
- Lumaret, J.P. & Iborra, O.**, 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia* 40: 392-404.
- Lumaret, J.P. & Kadiri, N.**, 1995. The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia* 39: 506-517.
- Lumaret, J.P., Kadiri, N. & Bertrand, M.**, 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 29: 349-356.
- Lumaret, J.P. & Kirk, A.**, 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 24: 1-56.
- Lumaret, J.P. & Kirk, A.**, 1991. South temperate dung beetles. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (edit.), *Dung beetle ecology*, Princeton University Press, Princeton, N.J. Chapter 6: 97-115.
- Lussenhop, J., Kumar, R., Wicklow, D.T. & Lloyd, J.E.**, 1980. Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos* 34: 54-58.
- Macqueen, A. & Beirne, B.P.**, 1975a. Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Coleoptera Scarabaeinae) in British Columbia. *The Canadian Entomologist* 107: 1215-1220.
- Macqueen, A. & Beirne, B.P.**, 1975b. Effects of cattle dung and dung beetle activity on growth of beardless wheatgrass in British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science* 55: 961-967.
- Madsen, M., Nielsen, B.O., Holter, P., Pedersen, O.C., Jespersen, J.B., Jensen, K.M.V., Nansen, P. & Gronvold, J.**, 1990. Treating cattle with ivermectin: effects on the fauna and decomposition of dung pats. *Journal of Applied Ecology* 27: 1-15.
- Mariategui, P.G.**, 2000. *Ontherus sulcator* (Fabricius), su importancia en el control de *Haematobia irritans* (Linneus) en campos de la Cuenca del Río Salado. *Revista Electronica Escuela de Posgrado Universidade Nacional San Martin. Universidad Nacional de Lomas de Zamora, Facultad de Ciencias Agrarias, Catedra de Zoología, Buenos Aires*.
- McKeand, J., Bairden, K. & Ibarra-Silva, A.**, 1988. The degradation of bovine faecal pats containing ivermectin. *Veterinary Record* 122: 587-588.
- MEA**, 2005. (Millennium Ecosystem Assessment) *Ecosystems and human well-being*. Island Press Washington, DC.
- Menendez, R. & Gutierrez, D.**, 1999. Heterotrophic succession within dung-inhabiting beetle communities in northern Spain. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 20: 527-535.
- Mittal, I.**, 1993. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology* 34: 150-159.
- Mohr, C.O.**, 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs* 13: 275-298.
- Moon, R., Loomis, E. & Anderson, J.**, 1980. Influence of two species of dung beetles on larvae of face fly. *Environmental Entomology* 9: 607-612.
- Moran, M.D.**, 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* 100: 403-405.
- Mori, A.S., Furukawa, T. & Sasaki, T.**, 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88: 349-364.
- Naeem, S. & Wright, J.P.**, 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567-579.

-
- Nakagawa, S.**, 2004. A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral Ecology* 15: 1044-1045.
- Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C. & Rolando, A.**, 2014. The Effects of Body Mass on Dung Removal Efficiency in Dung Beetles. *PloS one* 9: e107699.
- Nichols, E., Gardner, T.A., Peres, C.A., Spector, S. & Scarabaeinae Res, N.**, 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118: 481-487.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amequita, S., Favila, M. & Network, S.R.**, 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.
- Niogret, J., Bertrand, M., Glida, H. & Lumaret, J.**, 2004. Dung or beetles, that is the question. Olfactory sensitivity, a significant trait of life of the phoretic mite *Macrocheles perglaber* (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae). *Phytophaga* 14: 215-222.
- Niogret, J., Lumaret, J.P. & Bertrand, M.**, 2006a. Review of the phoretic association between coprophilous insects and macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) in France. *Elytron* 20: 99-121.
- Niogret, J., Lumaret, J.P. & Bertrand, M.**, 2006b. Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari : Mesostigmata) and *Scarabaeus* species (Coleoptera : Scarabaeidae). *Chemoecology* 16: 129-134.
- Niogret, J., Lumaret, J.P. & Bertrand, M.**, 2010. Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Pp 343-347. *Trends in Acarology* Springer.
- Nitschke, C.R. & Innes, J.L.**, 2006. Interactions between fire, climate change and forest biodiversity. *Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 1: 9.
- O'Hea, N.M., Kirwan, L. & Finn, J.A.**, 2010. Experimental mixtures of dung fauna affect dung decomposition through complex effects of species interactions. *Oikos* 119: 1081-1088.
- Owen, W.K., Lloyd, J.E., Legg, D.E. & Kumar, R.**, 2006. Endocoprid activity of *Aphodius fossor* (Coleoptera : Scarabaeidae) related to bovine dung decomposition in a mixed grass prairie. *Journal of Economic Entomology* 99: 2210-2215.
- Palestrini, C., Barbero, E. & Rolando, A.**, 1998. Intra-and interspecific aggregation among dung beetles (Coleoptera : Scarabaeoidea) in an Alpine pasture. *Journal of Zoology* 245: 101-109.
- Peyraud, J., Vérité, R. & Delaby, L.**, 1995. Rejets azotés chez la vache laitière: effets du type d'alimentation et du niveau de production des animaux. *Fourrages* 142: 131-144.
- Quintero, I. & Roslin, T.**, 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology* 86: 3303-3311.
- Reiss, J., Bailey, R.A., Perkins, D.M., Pluchinotta, A. & Woodward, G.**, 2011. Testing effects of consumer richness, evenness and body size on ecosystem functioning. *Journal of Animal Ecology* 80: 1145-1154.
- Ridsdill-Smith, T., Hayles, L. & Palmer, M.**, 1986. Competition between the bush fly and a dung beetle in dung of differing characteristics. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 41: 83-90.
- Ridsdill-Smith, T., Hayles, L. & Palmer, M.**, 1987. Mortality of eggs and larvae of the bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae), caused by scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in favourable cattle dung. *Bulletin of Entomological Research* 77: 731-736.
- Rodriguez, I., Crespo, G., Torres, V. & Fraga, S.**, 2005. Effect of the dung patches and the urine on the chemical composition of the pasture and their effect on the soil under grazing conditions or not. *Cuban Journal of Agricultural Science* 39: 341-350.
- Roembke, J., Barrett, K., Blanckenhorn, W.U., Hargreaves, T., Kadiri, N., Knabe, S., Lehmhus, J., Lumaret, J.P., Rosenkranz, B., Scheffczyk, A. & Sekine, T.**, 2010a. Results of an international ring test with the dung fly *Musca autumnalis* in support of a new OECD test guideline. *Science of the Total Environment* 408: 4102-4106.
- Roembke, J., Coors, A., Fernandez, A.A., Forster, B., Fernandez, C., Jensen, J., Lumaret, J.P., Cots, M.A.P. & Liebig, M.**, 2010b. Effects of the parasiticide ivermectin on the structure and function of dung and soil invertebrate communities in the field (Madrid, Spain). *Applied Soil Ecology* 45: 284-292.

-
- Roembke, J., Floate, K.D., Jochmann, R., Schafer, M.A., Puniamoorthy, N., Knabe, S., Lehmhus, J., Rosenkranz, B., Scheffczyk, A., Schmidt, T., Sharples, A. & Blanckenhorn, W.U.,** 2009. Lethal and sublethal toxic effects of a test chemical (ivermectin) on the yellow dung fly (*Scathophaga stercoraria*) based on a standardized international ring test. *Environmental Toxicology and Chemistry* 28: 2117-2124.
- Roembke, J., Hempel, H., Scheffczyk, A., Schallnab, H., Alvinerie, M. & Lumaret, J.P.,** 2007. Environmental risk assessment of veterinary pharmaceuticals: Development of a standard laboratory test with the dung beetle *Aphodius constans*. *Chemosphere* 70: 57-64.
- Roembke, J., Krogh, K., Moser, T., Scheffczyk, A. & Liebig, M.,** 2010c. Effects of the veterinary pharmaceutical ivermectin on soil invertebrates in laboratory tests. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 58: 332-340.
- Roembke, J., Scheffczyk, A., Blanckenhorn, W. & Lumaret, J.P.,** 2012. Untersuchungen subletaler Endpunkte an Dungorganismen im Rahmen des Vollzugs des Arzneimittelgesetzes Nr. 51/2012. P 43.
- Rohlf, M. & Hoffmeister, T.S.,** 2004. Spatial aggregation across ephemeral resource patches in insect communities: an adaptive response to natural enemies? *Oecologia* 140: 654-661.
- Rosenlew, H. & Roslin, T.,** 2008. Habitat fragmentation and the functional efficiency of temperate dung beetles. *Oikos* 117: 1659-1666.
- Roth, J., Fincher, G. & Summerlin, J.,** 1983. Competition and predation as mortality factors of the horn fly, *Haematobia irritans* (L.)(Diptera: Muscidae), in a central Texas pasture habitat. *Environmental Entomology* 12: 106-109.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E. & Stevenson, P.,** 2011. Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology* 6: 399-408.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E. & Zarate, D.A.,** 2010. Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology* 26: 355-364.
- Schaper, R. & Liebisch, A.,** 1991. Influence of a systemic acting antiparasitic drug (ivermectin) on the dung biocoenosis and dung degradation of grazing cattle. *Tierärztliche Umschau* 46: 12-18.
- Scheffler, P.Y.,** 2005. Dung beetle (Coleoptera : Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21: 9-19.
- Schmitt, H., Boucard, T., Garric, J., Jensen, J., Parrott, J., Péry, A., Römbke, J., Straub, J.O., Hutchinson, T.H. & Sánchez-Argüello, P.,** 2010. Recommendations on the environmental risk assessment of pharmaceuticals: effect characterization. *Integrated Environmental Assessment and Management* 6: 588-602.
- Schoener, T.W.,** 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener, T.W.,** 1983. Field experiments on interspecific competition. *American naturalist* 122: 240-285.
- Shahabuddin, Schulze, C.H. & Tschardtke, T.,** 2005. Changes of dung beetle communities from rainforests towards agroforestry systems and annual cultures in Sulawesi (Indonesia). *Biodiversity and Conservation* 14: 863-877.
- Sheehan, C., Kirwan, L., Connolly, J. & Bolger, T.,** 2006. The effects of earthworm functional group diversity on nitrogen dynamics in soils. *Soil Biology & Biochemistry* 38: 2629-2636.
- Shepherd, V.E. & Chapman, C.A.,** 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology* 14: 199-215.
- Sherratt, T., Macdougall, A., Wratten, S. & Forbes, A.,** 1998. Models to assist the evaluation of the impact of avermectins on dung insect populations. *Ecological Modelling* 110: 165-173.
- Sigurjonsdottir, H.,** 1984. Food competition among *Scotophaga stercoraria* larvae with emphasis on its effects on reproductive success. *Ecological Entomology* 9: 81-90.
- Sih, A.,** 1982. Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*. *Ecology* 63: 786-796.
- Skidmore, P.,** 1991. Insects of the British cow-dung community. *Field Studies Council Publ., Shrewsbury, G.B.* : 1-166.

-
- Slade, E.M., Mann, D.J., Villanueva, J.F. & Lewis, O.T.,** 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76: 1094-1104.
- Smith, T. & Matthiessen, J.,** 1984. Field assessments of the impact of night-flying dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae), in south-western Australia. *Bulletin of Entomological Research* 74: 191-195.
- Sommer, C. & Bibby, B.M.,** 2002. The influence of veterinary medicines on the decomposition of dung organic matter in soil. *European Journal of Soil Biology* 38: 155-159.
- Sommer, C. & Steffansen, B.,** 1993. Changes with time after treatment in the concentrations of ivermectin in fresh cow dung and in cow pats aged in the field. *Veterinary Parasitology* 48: 67-73.
- Sommer, C., Steffansen, B., Nielsen, B.O., Gronvold, J., Jensen, K.M.V., Jespersen, J.B., Springborg, J. & Nansen, P.,** 1992. Ivermectin excreted in cattle dung after subcutaneous injection or pour-on treatment: concentrations and impact on dung fauna. *Bulletin of Entomological Research* 82: 257-264.
- Sowig, P.,** 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18: 147-154.
- Sowig, P.,** 1996. Brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera: Scarabaeidae): The effect of soil moisture on time budget, nest structure, and reproductive success. *Ecography* 19: 254-258.
- Sparling, G.P., Feltham, C.W., Reynolds, J., West, A.W. & Singleton, P.,** 1990. Estimation of soil microbial C by a fumigation-extraction method: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the $k_{ec-factor}$. *Soil Biology & Biochemistry* 22: 301-307.
- Spector, S.,** 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 60: 71-83.
- Steinfeld, H., Gerber, P., Wassenaar, T., Castel, V. & de Haan, C.,** 2006. Livestock's long shadow: environmental issues and options. United Nations Food and Agriculture, Rome.
- Stevenson, B.G. & Dindal, D.L.,** 1987. Insect effects on decomposition of cow dung in microcosms. *Pedobiologia* 30: 81-92.
- Stiernet, N. & Lumaret, J.-P.,** 1993. Organisation des peuplements de Scarabéides coprophages de Vanoise (Insectes Coléoptères). Actes du 116ème Congrès national des Sociétés savantes, CTSN, Paris, France: 225-239.
- Strong, L., Wall, R., Woolford, A. & Djeddour, D.,** 1996. The effect of faecally excreted ivermectin and fenbendazole on the insect colonisation of cattle dung following the oral administration of sustained-release boluses. *Veterinary Parasitology* 62: 253-266.
- Suarez, V.H., Lifschitz, A.L., Sallovitz, J.M. & Lanusse, C.E.,** 2003. Effects of ivermectin and doramectin faecal residues on the invertebrate colonization of cattle dung. *Journal of Applied Entomology* 127: 481-488.
- Suarez, V.H., Lifschitz, A.L., Sallovitz, J.M. & Lanusse, C.E.,** 2009. Effects of faecal residues of moxidectin and doramectin on the activity of arthropods in cattle dung. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 72: 1551-1558.
- Taylor, M.A.,** 2001. Recent developments in ectoparasiticides. *Veterinary Journal* 161: 253-268.
- Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M., Nuñez, P. & Balukjian, B.,** 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology* 94: 253-263.
- Travis, J.M. & Dytham, C.,** 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266: 723-728.
- Tronquet, M.,** 2001. Catalogue des Coleoptères des Pyrénées-Orientales. Vol. 1. Staphylinidae. *Revue de l'Association roussillonnaise d'Entomologie* 10: 1-88.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A.,** 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1351-1363.
- Tyndale-Biscoe, M. & Vogt, W.,** 1991. Effects of adding exotic dung beetles to native fauna on bush fly breeding in the field. *Entomophaga* 36: 395-401.

-
- Tyndale-Biscoe, M., Wallace, M. & Walker, J.,** 1981. An ecological study of an Australian dung beetle, *Onthophagus granulatus* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae), using physiological age-grading techniques. *Bulletin of Entomological Research* 71: 137-152.
- Valiela, I.,** 1969. An experimental study of the mortality factors of larval *Musca autumnalis* DeGeer. *Ecological Monographs* 39: 199-225.
- Valiela, I.,** 1974. Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *American Midland Naturalist* 92: 370-385.
- Van Leeuwen, C. & Hermens, J.,** 1995. *Risk Assessment of Chemicals: An Introduction*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands.
- Verdú, J. & Galante, E.,** 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History* 38: 705-715.
- Vessby, K. & Wikteliuss, S.,** 2003. The influence of slope aspect and soil type on immigration and emergence of some northern temperate dung beetles. *Pedobiologia* 47: 39-51.
- VICH,** 2000. (International Cooperation on Harmonisation of Technical Requirements for Registration of Veterinary Medicinal Products) Environmental impact assessment (EIAs) for veterinary medicinal products (VMP)-Phase I. VICH GL 6, Ecotoxicity Phase I.
- VICH,** 2004. (International Cooperation on Harmonisation of Technical Requirements for Registration of Veterinary Medicinal Products) Environmental impact assessment (EIAs) for veterinary medicinal products (VMP)-Phase II. VICH GL 38, Ecotoxicity Phase II.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M.,** 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wachendorf, C., Lampe, C., Taube, F. & Dittert, K.,** 2008. Nitrous oxide emissions and dynamics of soil nitrogen under ¹⁵N-labeled cow urine and dung patches on a sandy grassland soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 171: 171-180.
- Wall, R. & Lee, C.M.,** 2010. Aggregation in insect communities colonizing cattle-dung. *Bulletin of Entomological Research* 100: 481-487.
- Wall, R. & Strong, L.,** 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature* 327: 418-421.
- Wallace, M.M.H. & Tyndale-Biscoe, M.,** 1983. Attempts to measure the influence of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) on the field mortality of the bushfly *Musca vetustissima* Walker (Diptera, Muscidae) in southeastern Australia. *Bulletin of Entomological Research* 73: 33-44.
- Wallace, M.M.H., Tyndale-Biscoe, M. & Holm, E.,** 1979. The influence of *Macrocheles glaber* on the breeding of the Australian bushfly, *Musca vetustissima* in cow dung. *Recent Advances in Acarology* 2: 217-222.
- Wardhaugh, K., Longstaff, B. & Morton, R.,** 2001. A comparison of the development and survival of the dung beetle, *Onthophagus taurus* (Schreb.) when fed on the faeces of cattle treated with pour-on formulations of eprinomectin or moxidectin. *Veterinary Parasitology* 99: 155-168.
- Wardhaugh, K.G., Holter, P., Whitby, W.A. & Shelley, K.,** 1996. Effects of drug residues in the faeces of cattle treated with injectable formulations of ivermectin and moxidectin on larvae of the bush fly, *Musca vetustissima* and the house fly, *Musca domestica*. *Australian Veterinary Journal* 74: 370-374.
- Wardle, D.A., Yeates, G., Williamson, W., Bonner, K. & Barker, G.,** 2004. Linking aboveground and belowground communities: the indirect influence of aphid species identity and diversity on a three trophic level soil food web. *Oikos* 107: 283-294.
- Wardle, D.A.,** 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology letters* 9: 870-886.
- Waterhouse, D.,** 1974. The biological control of dung. *Scientific American* 230: 100-109.
- West, C., Mallarino, A., Wedin, W. & Marx, D.,** 1989. Spatial variability of soil chemical properties in grazed pastures. *Soil Science Society of America Journal* 53: 784-789.
- Williams, P. & Haynes, R.,** 1995. Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science* 50: 263-271.

-
- Woodcock, B., Watt, A. & Leather, S.,** 2002. Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* 71: 131-140.
- Woodward, G.,** 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology* 54: 2171-2187.
- Wu, X., Duffy, J.E., Reich, P.B. & Sun, S.,** 2011. A brown-world cascade in the dung decomposer food web of an alpine meadow: effects of predator interactions and warming. *Ecological Monographs* 81: 313-328.
- Wu, X. & Sun, S.,** 2010. The roles of beetles and flies in yak dung removal in an alpine meadow of eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *EcoScience* 17: 146-155.
- Yamada, D., Imura, O., Shi, K. & Shibuya, T.,** 2007. Effect of tunneler dung beetles on cattle dung decomposition, soil nutrients and herbage growth. *Grassland Science* 53: 121-129.
- Yokoyama, K. & Kai, H.,** 1993. Distribution and flow of nitrogen in a cow dung-soil system colonized by paracoprid dung beetles. *Edaphologia* 50: 1-10.
- Yokoyama, K., Kai, H., Koga, T. & Aibe, T.,** 1991a. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 649-653.
- Yokoyama, K., Kai, H. & Tsuchiyama, H.,** 1991b. Paracoprid dung beetles and gaseous loss of nitrogen from cow dung. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 643-647.

Annexe

Valorisation scientifique (travaux en cours ou publiés)

Rapports et publications

1. Rapport final, mars 2014, rendu à l'Agence fédérale de l'Environnement (Allemagne) :

Comparison of dung and soil fauna from pastures treated with and without ivermectin as an example of the effects of a veterinary pharmaceutical

FKZ 371063412 (ECT Project number P10046)

Final Report

Contractor: Consortium consisting of:

^a ECT Oekotoxikologie GmbH, Flörsheim, Germany

Dr. J. Römbke (Co-ordination), Dipl.-Ing. A. Scheffczyk

^b University of Montpellier, France

Prof. J-P. Lumaret, T. Tixier

^c Evolutionary Biology & Environmental Studies

University of Zürich-Irchel, Switzerland

Dr. W. Blanckenhorn

^d Alterra, Wageningen Holland

Dr. J. Lahr

^e Lethbridge Research Center, Canada

Dr. K. Floate

Subcontract:

University of Giessen, Germany

Prof. R. Dühning, Dipl.-Chem. M. Wohde

ON BEHALF OF THE FEDERAL ENVIRONMENT AGENCY WÖRLITZER PLATZ 1, 06844 DESSAU-ROßLAU

-
2. Article soumis en octobre 2014 à *European Journal of Soil Biology*. En attente de décision.

Title: **Contributions of the successive waves of coprophagous and predatory insects in dung removal in a grazed agro-ecosystem**

List of authors: Tixier T.^a, Lumaret J.P.^a, Sullivan G.T.^b

Institute or laboratory of origin:

^a UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

^b School of Geography Planning and Environmental Management, The University of Queensland, Brisbane, Australia

3. Communication courte soumise en novembre 2014 à *Acta Oecologia*. En attente de décision.

Title: **Species-specific effects of dung beetle density on dung removal and plant litter decomposition**

List of authors: Tixier T.¹, Bloor J.M.G.², Lumaret J.P.¹

Institute or laboratory of origin:

¹ UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

² INRA, UR874 Grassland Ecosystem Research Unit, 5 Chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand, France

4. Article en révision par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015) dans *Environmental Toxicology and Chemistry* (ET&C)

Title: **Dissipation of the antiparasitic Ivermectin in cattle dung and soil at four parallel field studies**

List of authors: Wohde M.^a, Blanckenhorn W.^b, Coghlin P.^c, Düring R.^a, Floate K.^c, Lahr J.^d, Lumaret J.P.^e, Scheffczyk A.^f, Tixier T.^e, Römbke J.^f

Institute or laboratory of origin:

^a Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung, IFZ, Heinrich-Buff-Ring 26-32, 35392 Giessen, Germany

^b Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

^c Agriculture and Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge, Alberta, Canada

^d Alterra, Wageningen UR, P. O. Box 46, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

^e UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

^f ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstrasse 2-14, D-65439 Flörsheim, Germany

**5. Article en révision par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015)
dans Environmental Toxicology and Chemistry (ET&C)**

Title: An international ring test to assess effects of ivermectin application to cattle on dung fauna

List of authors: Blanckenhorn W.U.^a, Floate K.^b, Lahr J.^c, Lumaret J.P.^d, Tixier T.^d, Wohde M.^e, Düring R.-A.^e, Römbke J.^f

Institute or laboratory of origin:

^a Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

^b Agriculture and Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge, Alberta, Canada

^c Alterra, Wageningen UR, P. O. Box 46, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

^d UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

^e Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung, IFZ, Heinrich-Buff-Ring 26-32, 35392 Giessen, Germany

^f ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstrasse 2-14, D-65439 Flörsheim, Germany

-
6. Article en révision par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015)
dans Environmental Toxicology and Chemistry (ET&C)

Title: **Comparison of non-target effects of ivermectin residues on function of coprophilous communities of arthropods in different climatic regions**

List of authors: Tixier T.^a, Lumaret J.P.^a, Blanckenhorn W.^b, Lahr J.^c, Floate K.^d, Coghlin P.^d, Scheffczyk A.^e, Düring R.^f, Wohde M.^f, Römbke J.^e

Institute or laboratory of origin:

^a UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

^b Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

^c Alterra, Wageningen UR, P. O. Box 46, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

^d Agriculture and Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge, Alberta, Canada

^e ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstrasse 2-14, D-65439 Flörsheim, Germany

^f Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung, IFZ, Heinrich-Buff-Ring 26-32, 35392 Giessen, Germany

7. Article en révision par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015)
dans Environmental Toxicology and Chemistry (ET&C)

Title: **Non-target effects of Ivermectin residues on soil organisms at four grassland sites (France, Switzerland, The Netherlands, Canada)**

List of authors: Scheffczyk A.^a, Floate K.^b, Blanckenhorn W.^c, Coghlin P.^b, Düring R-A.^d, Klockner A.^a, Lahr J.^e, Lumaret J.-P.^f, Tixier T.^f, Wohde M.^d, Römbke J.^a

Institute or laboratory of origin:

^a ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstrasse 2-14, D-65439 Flörsheim, Germany

^b Agriculture and Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge, Alberta, Canada

^c Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

^d Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung, IFZ, Heinrich-Buff-Ring 26-32, 35392 Giessen, Germany

^e Alterra, Wageningen UR, P. O. Box 46, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

^f UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

8. Article en révision par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015)
dans Environmental Toxicology and Chemistry (ET&C)

Title: **Recommendations to prevent non-target effects on environment of veterinary medicine products**

List of authors: Römbke J.^a, Scheffczyk A.^a, Floate K.^b, Blanckenhorn W.^c, Coghlin P.^b, Düring R-A.^d, Klockner A.^a, Lahr J.^e, Lumaret J.-P.^f, Tixier T.^f, Wohde M.^d

Institute or laboratory of origin:

^a ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstrasse 2-14, D-65439 Flörsheim, Germany

^b Agriculture and Agri-Food Canada, Lethbridge Research Centre, Lethbridge, Alberta, Canada

^c Institute of Evolutionary Biology and Environmental Studies, Winterthurerstrasse 190, 8057 Zurich, Switzerland

^d Justus-Liebig-Universität Giessen, Institut für Bodenkunde und Bodenerhaltung, IFZ, Heinrich-Buff-Ring 26-32, 35392 Giessen, Germany

^e Alterra, Wageningen UR, P. O. Box 46, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

^f UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

9. Article en préparation par les co-auteurs pour soumission prochaine (début 2015)

Title: **Effects of experimental assemblages of dung beetle species on dung removal, plant litter de composition and nutrients exchanges between dung and soil**

List of authors: Tixier T.¹, Bloor J.M.G.², Lumaret J.P.¹

Institute or laboratory of origin:

¹ UMR 5175 CEFE, Université Paul-Valéry Montpellier, Laboratoire Zoogéographie, 34199 Montpellier cedex 5, France

² INRA, UR874 Grassland Ecosystem Research Unit, 5 Chemin de Beaulieu, F-63039 Clermont-Ferrand, France

Communications

1. Tixier T.

Effects of disturbance on dung beetle communities in grazed ecosystems

Communication orale et poster

Annual Meeting of the EuroPhD Network in Insect Sciences. Joué-Les-Tours (Tours) France - November 7th-11th, 2011

2. Blanckenhorn, W.U., Lahr J., Römbke, J., Lumaret J.P., Tixier T., Floate, K.D.

Effects of ivermectin application to cattle on dung fauna and dung degradation. An international comparison of field studies

Communication orale et poster

6th SETAC World Congress / SETAC Europe 22nd Annual Meeting, Berlin, 20-24 May 2012

3. Floate, K., Blanckenhorn W., Lumaret J.-P., Tixier T., Lahr J., Römbke J.

An international multi-species ring test to assess the non-target effects of residues in dung of cattle treated with veterinary pharmaceuticals

Communication et poster

Joint Annual Meeting of the Entomological Societies of Canada and the Entomological Society of Alberta, Edmonton, AB, Canada, 3-7 November 2012

4. Lumaret J.-P., Römbke J., Kadiri N., Errouissi F., Tixier T., Floate K.

Antiparasitics and their impact on soil dung fauna

Conférence invitée

International UBA Workshop “Pharmaceuticals in Soil, Sludge and Slurry”, Dessau (Germany), 18-19 June 2013

5. Lahr J., Blanckenhorn W.U., Floate K., Lumaret J.-P., Tixier T., Wohde M., Düring R.-A., Römbke J.

An international ring test to assess effects of ivermectin; application to cattle on dung fauna and dung degradation

Communication orale et poster

24th Annual Meeting of the Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Basel, Switzerland, 11-15 May 2014

6. Scheffczyk A., Floate K., Blanckenhorn W., Coghlin P., Düring R.-A., Klockner A., Lahr J., Lumaret J.-P., Tixier T., Wohde M., Römbke J.

Non-target effects of Ivermectin residues on soil organisms at four grassland sites (France, Switzerland, The Netherlands, Canada)

Communication et poster

24th Annual Meeting of the Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Basel, Switzerland, 11-15 May 2014

7. Wohde M., Blanckenhorn W., Coghlin P., Düring R., Floate K., Lahr J., Lumaret J.-P., Scheffczyk A., Tixier T., Römbke J.

Dissipation of the Antiparasitic Ivermectin in Cattle Dung and Soil at 4 Parallel Field Studies

Communication orale et poster

24th Annual Meeting of the Society of Environmental Toxicology and Chemistry (SETAC), Basel, Switzerland, 11-15 May 2014

8. Tixier T., Bloor J.M.G., Lumaret J.P.

Power in numbers? Density effects of three dung beetle species on dung removal and plant litter decomposition

Poster

Colloque SFE/BES, Lille Décembre 2014
